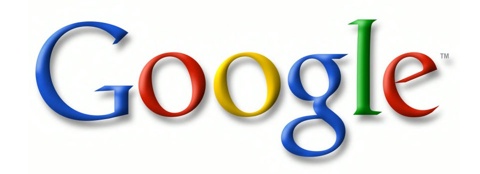
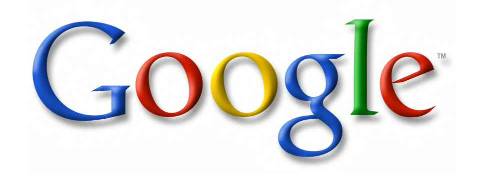
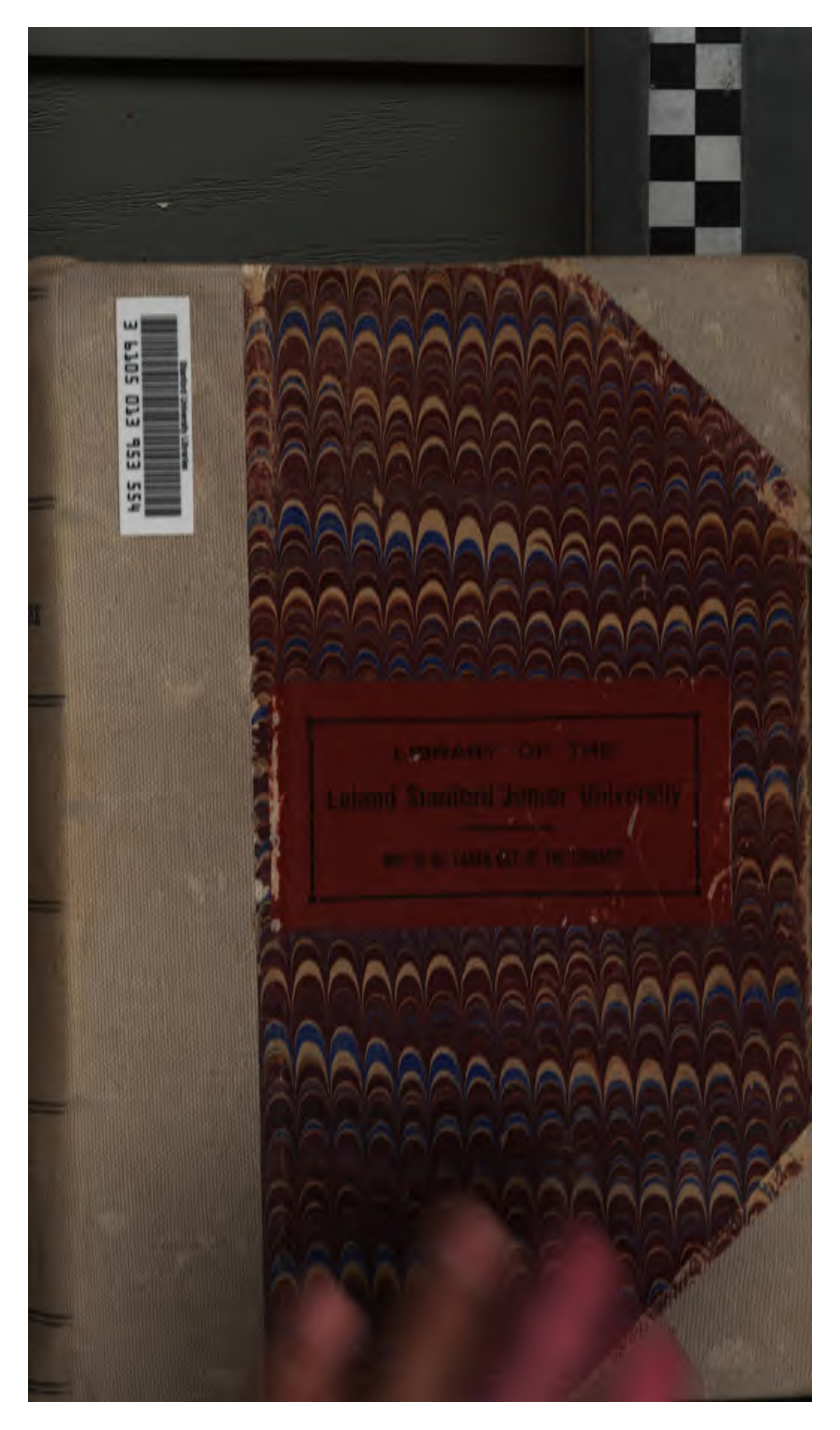





LIBRARY OF THE
Leland Stanford Junior University
3 6105 013 953 554











JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

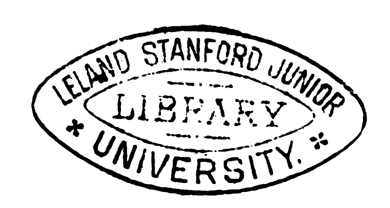
Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Sechsundzwanzigster Band.
Mit 26 lithographirten Tafeln.

Berlin, 1894.
Verlag von Gebrüder Borntraeger
Ed. Eggers.


LELAND STANFORD JUNIOR
LIBRARY
UNIVERSITY

Inhalt.





Verzeichniss der Tafeln.



Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.





Ueber Doppelblätter bei Lonicera periclymenum L. und deren Bedeutung.

Von

Lad. J. Čelakovský.

Mit Tafel I—III.

Jene Blattgebilde, welche je nach der Bedeutung, die man ihnen giebt, bald als zweitheilige (dedoublirte) Blätter, bald als Doppelblätter bezeichnet werden, haben in jüngster Zeit die Aufmerksamkeit mehrerer Botaniker auf sich gezogen. Zuerst hat Delpino[1]) ihre Beziehungen zur Blattstellung einer ausführlicheren Besprechung werth erachtet. Später hat Jaenicke[2]) Beobachtungen über solche Blätter bei Weigelien mitgetheilt, und die neueste Arbeit von J. Klein[3]) über Bildungsabweichungen an Blättern in diesen Jahrbüchern hat grösstentheils Doppelblätter verschiedener Pflanzenarten zum Vorwurf. Auch ich habe schon seit dem J. 1885 fast alljährlich abnorme Doppelblätter an Sträuchern von Lonicera periclymenum, welche im Chudenicer Park und Arboretum gezogen werden, vielfach beobachtet. Die Deutung, welche man diesen Bildungen giebt, ist bei verschiedenen Autoren verschieden. Delpino's Ansicht geht dahin, dass sie aus ursprünglich einfachen Blättern durch Theilung entstanden seien, wogegen Jaenicke und Klein sie als

1) Delpino, Teoria generale della fillotassi. Atti della r. univers. di Genova, 1883.

2) Jaenicke, Bildungsabweichungen an Weigelien. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., Bd. IX, 1891.

3) Klein, Untersuchungen über Bildungsabweichungen an Blättern. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, 1892.

durch Verwachsung oder Verschmelzung zweier Blätter entstanden ansehen. Darin aber stimmen alle drei Autoren überein, dass die Quirle, in denen Doppelblätter vorkommen, einen Uebergang zwischen minderzähligen und mehrzähligen Quirlen anzeigen. Dasselbe haben auch mich meine Beobachtungen an Lonicera periclymenum gelehrt, und ich habe mir über die Möglichkeit und Denkbarkeit eines solchen Uebergangs von Anfang an eine eigene Ansicht gebildet, welche ich bereits im J. 1889[1]) gelegentlich angedeutet habe. Dass ich nun nach Klein's ausführlichen Darstellungen auf die Doppelblätter noch einmal zurückkomme und auch meine schon so alten Beobachtungen zur Veröffentlichung bringe, das möchte ich damit rechtfertigen, dass ich erstens meine Auffassung der Erwägung Anderer anheimzustellen wünsche, dass ich zweitens über die Achselknospen der Doppelblätter, denen man bisher geringere Aufmerksamkeit geschenkt hat, Neues mitzutheilen habe, und dass ich drittens auf die Wichtigkeit, welche die abnormen Doppelblätter für das richtigere Verständniss des Dédoublements in der Blüthenmorphologie besitzen, hinweisen möchte.

Die Doppelblätter kommen am häufigsten bei Pflanzen mit quirlständigen Blättern, zumal mit decussirter Blattstellung vor, obwohl sie auch bei spiraliger Blattstellung auftreten können. Delpino zählt bereits ein Verzeichniss von Arten aus 26 Familien auf, bei denen Doppelblätter gefunden worden sind, worunter die Sympetalen besonders stark vertreten erscheinen, namentlich Borragineen, Solanaceen, Scrofulariaceen, Verbenaceen, Labiaten, Oleaceen, Compositen, Rubiaceen, Plantagineen, Acanthaceen, Apocyneen und Dipsaceen. Dazu kommen noch nach einer Mittheilung von Buchenau[2]) die Ericaceen (Rhododendron ponticum), nach Jaenicke, Klein und mir auch noch die Caprifoliaceen. Jaenicke und Klein beschrieben Doppelblätter an Weigelien, Klein auch an Lonicera fragrantissima. Im Folgenden werde ich die von mir bereits früher (1889) kurz angedeuteten Vorkommnisse bei Lonicera periclymenum näher besprechen.

Im Allgemeinen sei zuvor bemerkt, dass die Doppelblätter

---

1) In einer Abhandlung über Streptochaeta. Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss. 1889.

2) Buchenau, Interessantere Bildungsabweichungen, Abhandl. d. naturwiss. Vereins in Bremen, 1871, II, Taf. IV.

tragenden Zweige mit gewöhnlichen decussirten Blattpaaren anfangen, worauf Blattpaare, in welchen entweder ein Blatt oder beide zweispaltig oder zweitheilig ausgebildet sind, folgen. Und zwar enthalten niemals alle dimeren Quirle Doppelblätter, sondern es wechseln gemeiniglich Quirle einfacher Blätter mit Quirlen, worin Doppelblätter vorkommen, regelmässig ab, so dass die ersteren zwei opponirte Blattzeilen, und die Quirle mit Doppelblättern übereinanderfallend die beiden zwischenliegenden Blattzeilen bilden. Als sehr seltene Ausnahme fand ich auch ein oder das andere Blatt in einem der sonst nur aus einfachen Blättern bestehenden Quirle zweispaltig gebildet. Wenn nur je ein Blatt in den superponirten Quirlen als Doppelblatt gebildet wird, so fallen die Doppelblätter alle in dieselbe Längszeile; die opponirte Zeile besteht dann aus lauter einfachen Blättern. Oft, doch nicht immer, tritt dann im obersten Theile des Sprosses Bildung von drei- oder vierzähligen Quirlen in regelmässiger Alternation ein. Und zwar folgen gewöhnlich auf Quirle, worin nur ein Blatt gespalten war, dreizählige Quirle, auf solche mit zwei Doppelblättern aber folgen zumeist vierzählige Quirle. Der erste dreizählige Quirl ist immer so orientirt, dass zwei seiner Blätter symmetrisch über ein Doppelblatt des zweitvoraufgehenden Quirls, das dritte über das opponirte einfache Blatt desselben Quirls fallen. Vom ersten vierzähligen Quirl aber kommen je zwei Blätter über jedes der beiden Doppelblätter des zweitvoraufgehenden Quirls zu stehen. Ausnahmsweise geht aber auch ein Trieb, der vordem je zwei Doppelblätter im Quirl gebildet hatte, zur Erzeugung dreizähliger Quirle über, und den Uebergang bildet ein zweizähliger Quirl, der nur ein Doppelblatt besitzt. Selten fand ich im oberen Theile des Zweiges dreizählige Quirle mit zweizähligen abwechselnd, wobei die zweizähligen über die unteren Quirle aus einfachen Blättern, die dreizähligen über die vorausgehenden Quirle mit je einem Doppelblatt fallen.

Aus allem Angeführten geht Zweierlei hervor: 1. dass die Doppelblätter, ihre Form und Theilungsart mag wie immer beschaffen sein, in den zweizähligen Quirlen genau an Stelle je eines einfachen opponirten Blattes stehen, und 2. dass ihre beiden Hälften, sie mögen wenig oder hoch hinauf vereinigt sein, der Stellung zweier Blätter im drei- oder vierzähligen Quirle am gleichen Orte, nur mit symmetrischer Zusammenschiebung und Annäherung an die

opponirte Stellung, entsprechen. In diesen zwei Punkten besteht die intermediäre Bildung des Quirls mit Doppelblättern zwischen dem zweigliederigen und dem drei- bis viergliedrigen Quirl. Darin ist auch der Schlüssel zum richtigen Verständniss der Doppelblätter zu finden.

Was die Form der Doppelblätter betrifft, so hängt sie hauptsächlich von der Tiefe der Theilung ab, durch deren verschiedene Grade eine Formenreihe zu Stande kommt, welche etwa durch die Fig. 4b, 7a, 2e, 1b, 4c, 4a dargestellt wird. Im geringsten Grade der Theilung ist das Blatt nur an der Spitze ausgerandet, im äussersten Grade besteht es aus zwei nur ganz am Grunde der Blattstiele vereinigten Theilblättern. Ein Schritt über beide Grenzpunkte der Reihe hinaus führt einerseits zu einem ganz ungetheilten Blatt, andererseits zu zwei unter sich freien, doch genäherten Blättern hinüber. Die Theilung des Blattes wird von einer entsprechenden Theilung des Mittelnervs begleitet, doch theilt sich letzterer oft sehr tief unter dem Blattausschnitt. So z. B. hat das schwach ausgerandete Blatt 4b einen über der Mitte schon getheilten Mittelnerv, das kurz zweilappige Blatt 2e einen bald über der Basis der Blattspreite sich theilenden Hauptnerv. Dagegen ist das Blatt 4c, dessen Mittelnerv sich wie in 2e verhält, viel tiefer gegen den Grund getheilt, und das Blatt *B* in Fig. 9b theilt sich dicht über dem Theilungswinkel des Hauptnervs. Zu bemerken ist noch, dass dort, wo der Mittelnerv eine vollkommenere dichotome Theilung in zwei gleich starke und unter gleichem Winkel zur Blattachse divergirende Aeste zeigt, der breite, ungetheilte Mittelnerv auf der Blattoberseite durch eine Längsfurche, die sich eine Strecke nach abwärts verfolgen lässt, in zwei parallele Hälften getheilt erscheint (Fig. 4b); welche Furche sich bis zum Grunde des Blattstiels herabzieht, wenn die Theilung des Nervs näher der Spreitenbasis erfolgt (Fig. 2e). Ein mikroskopischer Durchschnitt lehrt, dass die beiden Längshälften nur in einer sattelförmigen Erhebung des Parenchyms zu beiden Seiten der rinnenförmigen Vertiefung bestehen, dass aber nur ein breiter, bandförmiger, bogenförmig gekrümmter Fibrovasalkörper darunter liegt, der sich erst kurz vor der Theilung des Mittelnervs in zwei Bündel theilt.

Ueber die Achselknospen der Doppelblätter möge vorläufig nur Folgendes bemerkt sein. Das tief bis zum Grunde getheilte Blatt

besitzt allerdings auch zwei collaterale, mit zwei transversalen Blättern wie gewöhnlich beginnende Achselknospen; in der Achsel eines jeden Theilblattes also eine Knospe (Fig. 2d, 4a). Doch können auch weniger tief getheilte Blätter, wie in Fig. 4c, zwei Achselknospen dicht nebeneinander besitzen. Das minder bis halb gespaltene Blatt hat aber so wie jedes gewöhnliche ungetheilte Blatt gewöhnlich nur eine einfache Knospe, welche indess häufig eine abweichende Blattstellung aufweist, in seiner Achsel. Sehr interessant und merkwürdig sind die dichotom getheilten Knospen, welche nicht selten in der Achsel von mittelmässig getheilten, bisweilen sogar von sehr schwach, wie in Fig. 2a, gelappten Blättern vorkommen. Diese sollen noch später ausführlicher beschrieben werden.

Ueber die physischen Ursachen der Bildung von Doppelblättern kann ich nicht viel und nichts Neues sagen. Jaenicke sucht ein ursächliches Moment in Standorts- und Witterungsverhältnissen. Für unsere Pflanzen trifft dies nicht zu. Der Standort der Lonicera periclymenum im Chudenicer Schlosspark und im Arboretum ist ein normaler, weder feucht oder dumpf, noch zu schattig, sondern luftig und einen Theil des Tages über sonnig. Besonders gilt dies von den Pflanzen, welche als Bekleidung der nach Südost exponirten Wände und Terassengeländer des Schlosses unter anderen Schlingpflanzen gezogen werden. Auch auf Witterungsverhältnisse lässt sich nicht viel schieben, denn ich fand, so oft ich danach suchte, seit 1885 jedes Jahr, nachdem sehr verschiedene Witterungsverhältnisse geherrscht hatten, bald häufiger, bald seltener Zweige mit Doppelblättern, sowie mit drei- und vierzähligen Blattquirlen. Soviel aber lässt sich sagen, dass es meist schnellwüchsige, schlank aufgeschossene, meist sterile, ausnahmsweise aber auch mit einer Inflorescenz beschlossene Triebe sind, welche Doppelblätter tragen. Das Stutzen der Sträucher ist zu ihrer Erzeugung nicht nothwendig, denn die im Arboretum gezogenen Pflanzen, die nicht verschnitten werden, treiben ebenso oft solche Zweige, wie die jährlich verschnittenen Schlosspflanzen.

Das oben im Allgemeinen Gesagte möge nun durch einige typische Beispiele erläutert werden.

1. Der in Fig. 1 dargestellte Spross besass im unteren, nicht gezeichneten Theile, wie immer, normale alternirende Blattpaare, deren oberstes, in der Zeichnung seitlich stehendes Paar *aa* ist.

Dann folgt ein Paar von Doppelblättern *bb'*, welche einen Ansatz zur Bildung eines vierzähligen Quirls bedeuten, von denen aber das in der Zeichnung vordere tiefer getheilt ist als das hinten stehende. In den diesem Paar superponirten Paaren ist jedoch immer nur ein Blatt, das vordere, und zwar nur kurz zweispaltig, das hintere stets einfach. Diese ungetheilten hinteren Blätter *d' f' h'* entsprechen also dem minder getheilten Blatte *b'* und die zweispaltigen Blätter *d f h* dem tiefer getheilten Blatte *b*. Der geringen Spaltung der oberen Vorderblätter *d f h* völlig angemessen ist also die gänzliche Ungetheiltheit der hinteren Blätter *d' f' h'*, die Ungetheiltheit ist nur das Minimum, der unendlich kleine Grenzwerth, die Null der Theilung. Wenn man von den tiefer getheilten zu den minder getheilten Blättern fortschreitet, so bildet das ganz einfache Blatt das letzte Glied der ganzen Reihe. Die oberen Doppelblattquirle machen einen geringen Ansatz zur Bildung dreizähliger Quirle. Jedoch kommen auf diesem Sprosse die dreizähligen Quirle nicht zum Durchbruch, die decussirte Blattstellung wird bis zum Gipfel des Sprosses beibehalten. Die mit den Doppelblattquirlen alternirenden Quirle *c e g* bestehen aber, gemäss dem oben im Allgemeinen Gesagten, aus einfachen Blättern.

Die Doppelblätter zeichnen sich vor den einfachen Blättern durch ihren breiteren Blattstiel und breitere Insertion aus, so dass die Insertionsbogen der beiden Doppelblätter *b b'* fast den ganzen Stengelumfang einnehmen, während die Basen der einfachen Blätter etwa um $^1/_4$ der Stengelperipherie von einander abstehen. Jene verbrauchen also ziemlich denselben Raum an der Achse, den ein vierzähliger Quirl verbrauchen würde. Damit hängt auch ein ungleichmässiges peripherisches Wachsthum der Achse zusammen; diese war nämlich im Querschnitt etwas elliptisch, wie comprimirt, wobei die zwei Zeilen der einfachen Blätter mit schmälerer Insertion auf den schmäleren Flanken, die Doppelblätter mit breiterem Blattstiel auf den breiteren Seiten standen; oberwärts war die Achse nur auf der Seite der Doppelblätter verbreitert. Es waren also auch die den Doppelblättern zugehörigen Stengelglieder verbreitert. Der breitere Mittelnerv der Doppelblätter ist unter seiner Theilung durch eine Furche in zwei Parallelleisten abgetheilt, welche bei tieferer Theilung des Blattes *b* bis zum Grunde zu verfolgen war, wozu schon früher die nöthige Erläuterung gegeben wurde.

In Bezug auf die Knospenbildung verhalten sich die oberen, wenig tief gespaltenen Blätter anders als die tiefer getheilten *bb'*; erstere besassen nur eine einfache Achselknospe, letztere aber zwei, rechts und links von der Mediane eine. Die ersteren äusserten auch hierin mehr den Charakter einfacher Blätter, letztere den eines aus zwei Blättern verschmolzenen Blattes.

2. Auch in Fig. 2, die einen Zweig im Grundriss darstellt, sehen wir durchweg alternirende zweizählige Quirle, die beiden seitlichen Blattzeilen aus durchweg einfachen Blättern mit normalen Achselknospen. Von den mit diesen alternirenden Blattpaaren sind die Blätter der hinteren Zeile ebenfalls alle einfach. In der vorderen Blattzeile ist das erste dargestellte Blatt *a*, dem einige normale Blätter in der Zeile vorhergingen, noch einfach, mit normalem, decussirt beblättertem Sprosse in der Blattachsel. Das Blatt *c*, in Fig. 2a dargestellt, sieht gar nicht wie ein Doppelblatt aus, es ist nur ganz seicht ausgerandet, der eine Lappen terminal, der andere kürzere seitlich, und letzterer erhält auch nur einen, freilich besonders starken Seitennerv vom Mittelnerv aus. Die charakteristische dichotome Theilung des Mittelnervs fehlt hier, sie ist in monopodiale Verzweigung übergegangen. Aber der Achselspross dieses Blattes, der bereits ausgetrieben hatte, war eigenthümlich dichotom gebildet, so wie es sonst nur bei Achselsprossen typischer Doppelblätter vorkommt, weshalb ich auch dieses Blatt noch als ein Doppelblatt, jedoch schon im fortgeschrittensten Uebergange in ein normales einfaches Blatt ansehen muss. Das Blatt *e* (Fig. 2c) war sehr klein geblieben, tiefer zweilappig, aber der eine, weit kleinere Lappen wieder entschieden seitlich, mit einem gar nicht einmal besonders starken Seitennerv vom Grunde des Mittelnervs versorgt. Da aber dieses Blatt zwei collaterale Achselknospen besass, so muss es ebenfalls noch als ein Doppelblatt angesehen werden, in welchem jedoch beide Theilblätter in ungleichem Kraftmaasse entwickelt waren. Das nächst höhere Blatt *g* (Fig. 2d) ist dafür ein ausgesprochenes Doppelblatt, bis zum Grunde getheilt in zwei Theilblätter, welche nur unbedeutend noch zusammenhängen. Die Ungleichheit der beiden Theile macht sich aber auch hier noch geltend, denn das eine Theilblatt, wiederum rechts gelegen, ist auch hier kleiner und mehr seitwärts abgelenkt. Auch hier sind zwei Achselknospen vorhanden. Das oberste Doppelblatt *i* (Fig. 2e) ist ganz typisch, obzwar nur

mässig gespalten, aber mit zwei erst ganz am Grunde der Blattspreite sich vereinigenden Blattnerven, von deren Divergenzwinkel aus bis zum Grunde des Blattstiels die mehrmals erwähnte, den Blattstiel und kurzen Mittelnerv in zwei Längshälften theilende Furche sich herabzieht.

Der oberste Theil des Zweiges zeigt eine deutliche Torsion, daher die folgenden, aus einfachen Blättern bestehenden Quirle in derselben Richtung stetig verdreht sind. Auch auf diesem Zweige kommt also oberwärts keine Bildung dreizähliger Quirle, zu denen die Blattpaare *c e g i* einen mehr oder minder deutlichen Anlauf genommen hatten, zu Stande, vielmehr kehrt der Zweig auch in der vorderen tordirten Blattzeile zur Bildung einfacher Blätter zurück.

Auf der Seite der Doppelblätter besass auch hier die Achse ein gesteigertes Wachsthum, sie war daselbst convex und daher nach der Gegenseite übergebogen.

3. Der Zweig in Fig. 3, im Grundriss, trägt abermals Anfangs eine grössere Anzahl von zweizähligen Quirlen, davon die seitlich quergelegenen im oberen Zweigtheile Doppelblätter *aa' cc'* enthalten; aber im obersten Theile endigt er mit alternirenden Dreierquirlen, zu denen von den Doppelblattquirlen ein sehr lehrreicher Uebergang stattfindet.

Beide Blätter der dimeren Quirle *a* und *c* sind Doppelblätter, die Quirle machen also einen Uebergang zur Vierzähligkeit. Durch den folgenden superponirten Quirl *e* wird jedoch die Bildung von Dreierquirlen eingeleitet, indem der Quirl *e* bereits aus drei Blättern besteht, die aber noch nicht gleiche Divergenzen haben, indem Blatt *e'* über das Doppelblatt *c'* fällt, während die zwei übrigen Blätter *ee* näher beieinander stehend, obwohl unter sich frei, über die beiden Abschnitte des Doppelblattes *c* zu liegen kommen. Der folgende Dreierquirl ist aufgelöst: es steht nämlich ein Blatt *f*, über das Doppelblatt *c* und zugleich zwischen *e* und *e* fallend, etwas tiefer als die zwei anderen, einander mehr genäherten und paarweise dem Blatt *e'* sowie dem Doppelblatt *c'* superponirten Blätter *f'f'*. Auch diese zwei dreizähligen Quirle sind intermediär zwischen einem zweizähligen und einem typischen dreizähligen Quirl. Es erscheint in dem Quirl *e*, wenn derselbe zweizählig angenommen wird, das links stehende Blatt durch zwei genäherte Blätter ersetzt oder dedoublirt, als ein in zwei getrennte Blätter aufgelöstes Doppelblatt, und ebenso

im Quirle *f* das rechts gelegene Blatt, wodurch die bestmögliche Alternation der unvollkommenen Dreierquirle erzielt wird. Nach dem Quirl *f* folgen dann regelmässige, alternirende, dreizählige Quirle.

Die Achselknospen der Doppelblätter *aa'* und *cc'* werden wir später genauer untersuchen; für jetzt bemerke ich nur, dass es theils einfache Knospen mit complicirterer Blattstellung, theils (in der Achsel von *c*) eigenartig getheilte Knospen (Doppelknospen) waren.

4. Regelmässiger, nämlich ohne unvollkommen dreizählige Uebergangsquirle aufgebaut, war der ähnliche Zweig Fig. 4. In der vorn stehenden Blattzeile befinden sich die Doppelblätter *b d f*. Davon ist das unterste Blatt (in Fig. 4a dargestellt) bis zum Grunde zweitheilig, jedes Theilblatt *b* mit einer besonderen Achselknospe. Das folgende Doppelblatt *d* (Fig. 4b) ist nur schwach, aber ziemlich regelmässig dichotom zweilappig, auch der Mittelnerv dichotom getheilt und darunter durch eine Längsfurche gespalten, aber die Achselknospe einfach, obzwar mit einem eigenthümlichen dreizähligen Quirl beginnend, von dem noch weiter die Rede sein wird. Das dritte Doppelblatt *f* (Fig. 4c) ist wieder tiefer zweitheilig, doch nicht so tief wie Blatt *b*, und hat auch zwei collaterale Knospen in seiner Achsel. Nachdem auf *ff'* noch ein seitliches Blattpaar *g* alternirend gefolgt ist, sieht man sofort einen regelmässigen dreizähligen Quirl *h* auftreten, der nach der für zwei- und dreizählige alternirende Quirle giltigen Regel folgt, mit einem Blatt nach hinten, zwei nach vorn, welche letzteren symmetrisch über die Theilblätter der darunter in derselben Zeile stehenden Doppelblätter fallen. Der letzte dreizählige Kreis alternirt genau mit dem Dreierquirl *h*.

5. Der in Fig. 5 dargestellte Spross ist dadurch interessant, dass auf die Doppelblattquirle *c e* folgend fortan zweizählige Quirle *f h k* mit dreizähligen Quirlen *g i* alterniren, wobei die letzteren den Doppelblattquirlen, die ja auch als Ansatz zu Dreierquirlen zu betrachten sind, superponirte Stellung haben. Vergleicht man den Obertheil dieses Sprosses mit dem in Fig. 1 abgebildeten, so ersieht man, wie in letzterer die aus einem Doppelblatt und einem einfachen Blatt bestehenden Quirle die Stelle der dreizähligen Quirle in Fig. 5 einnehmen. Was wiederum zu Gunsten einer Verwandtschaft jener Doppelblattquirle mit den dreizähligen Quirlen spricht.

Das Doppelblatt *cc* ist ein bis zum Grunde getheiltes Blatt mit zwei Achselknospen, wogegen das nur kurz zweispaltige Blatt *e* nur eine mit einer Blättertrias beginnende Knospe birgt.

6. In Fig. 6 sehen wir den obersten Theil eines Sprosses, der oberhalb der normalen Blattpaare drei superponirte Doppelblattquirle gebildet hatte, deren beide Blätter zweispaltig oder zweitheilig waren, und die somit Neigung zum Uebergange in vierzählige Quirle zeigten. Zwei dieser Doppelblattquirle, *a* und *c*, sind in den Grundriss noch aufgenommen; und zwar sind die zwei vorderen Doppelblätter, *aa* und *cc*, bis zum Grunde zweitheilig, die zwei hinteren (*a' c'*) nur zweispaltig, das obere (*c'*) sogar nur schwach zweilappig. Mit den zwei Theilblättern *cc* stellt das letztere einen unvollkommenen dreizähligen Quirl vor, dessen vordere zwei Blätter genähert und am Grunde ein wenig vereinigt sind. Mit diesem Quirl alternirt nun ein zweiter dreizähliger Quirl, in welchem wieder die zwei hinteren Blätter *d'd'* einander genähert, obwohl nicht vereinigt und, was das Merkwürdigste ist, selbst wieder als zweispaltige Doppelblätter entwickelt sind, so dass dieser dreizählige Quirl den Uebergang zur Fünfzähligkeit macht. Mit ihm alternirt dann noch ein normaler Dreierquirl.

Hier sind also zwei- und dreizählige Quirle vorhanden, welche zum Theil Uebergänge in vier- und fünfzählige Quirle durch Bildung der entsprechenden Doppelblätter andeuten.

7. Der Grundriss in Fig. 7 stellt einen Spross dar, der nach zahlreichen normalen Blattpaaren ein Paar Doppelblätter *b* und *b'* trug, von denen das vordere *b* bis zum Grunde zweitheilig und mit zwei collateralen Knospen versehen war, das hintere *b'* (in Fig. 7a abgebildet) nur an der Spitze kurz zweispaltig war und eine einfache, doch mit dreizähligem Quirle anhebende Achselknospe besass. Auf einen mit dem Doppelblattpaar alternirenden gewöhnlichen dimeren Quirl folgte ein in zwei Etagen aufgelöster vierzähliger Quirl. Zwei Blätter *dd* dieses Quirls standen nämlich etwas tiefer beieinander, vorn, also über dem Doppelblatt *b*; die zwei anderen rückwärtigen, über dem Doppelblatt *b'* nebeneinander stehenden Blätter sind etwas nach oben abgerückt. Es verräth sich hierin die nähere Zusammengehörigkeit der zwei vorderen, wie der zwei hinteren Blätter, welche der Zusammengehörigkeit der beiden Theilblätter eines Doppelblattes analog ist. Dann folgt ein zweiter

Viererquirl, mit dem ersten alternirend, doch auch insofern gestört, als das eine seitlich links stehende Blatt etwas tiefer abgerückt ist als die drei übrigen, worin sich auch noch eine Beziehung zu zwei seitlichen Blättern ausspricht, welche durch den vierzähligen Quirl ersetzt sind. Die übrigen Quirle, deren drei eingetragen sind (die übrigen waren ganz klein), sind sämmtlich regelmässig tetramer und vollkommen alternirend.

So sehen wir, wie der Doppelblattquirl und dann die gestörten Viererquirle den Uebergang zur Bildung regelmässiger vierzähliger Quirle vorbereiten.

8. In Fig. 8 endlich ist ein schlanker Trieb gezeichnet (dessen Internodien verhältnissmässig noch länger waren), welcher über einem der voraufgehenden normalen Blattpaare *a* ein Paar von Doppelblättern *b* trägt, hierauf ein gekreuztes Paar einfacher Blätter und mit diesem Paar gekreuzt einen vierzähligen Quirl *d* mit noch etwas ungleichen Divergenzen, dann noch drei regelmässig alternirende Viererquirle, deren oberster *g* als Hülle einer kleinen Inflorescenz fungirt.

Dass die Doppelblätter, die ich hier nach Form und Vertheilung auf den Laubsprossen von Lonicera periclymenum geschildert habe, in einer Beziehung zur Vermehrung oder Verminderung der Gliederzahl in den Quirlen stehen, das war Al. Braun schon vor zwanzig Jahren bekannt, auch die bereits früher genannten späteren Schriftsteller sind davon überzeugt, aber welcher Art diese Beziehung eigentlich ist, darüber gehen die Ansichten auseinander. Es frägt sich, ob die Gesammtheit der Thatsachen der Ansicht entspricht, dass die Doppelblätter durch Theilung ursprünglich einfacher Blätter oder durch Verschmelzung, Verwachsung je zweier Blätter entstanden gedacht werden müssen. Wenn das erstere der Fall ist, so bedeuten die Doppelblätter den Uebergang zur Vermehrung der Glieder im Quirle, wenn aber die zweite Annahme richtig ist, so ist der Ursprung der Doppelblätter im Uebergang zur Verminderung der Glieder zu suchen. Auch die Ansicht ist (von A. Braun, Buchenau) ausgesprochen worden, dass die genannten Blattgebilde zum Theil durch Theilung, zum Theil durch Verwachsung entstanden seien.

Die erstere Ansicht vertritt Delpino. Er hält dafür, dass die Doppelblätter stets durch Theilung oder Verdoppelung

(Dédoublement, sdoppiamento), sowie man dies für die dedoublirten Blüthenblätter annimmt, entstehen. Er geht von dem nur schwach gespaltenen Blatte aus, verfolgt dann die Reihe der Gebilde, die durch immer tiefere Theilung sich kennzeichnen, bis zwei völlig getrennte, zuletzt entsprechend auseinandergerückte Blätter da sind, welche als Glieder des mehrzähligen Quirls erscheinen. Nach Delpino's Grundanschauung, die auch ich nicht nur theile, sondern auch schon früher bekannt habe (dass nämlich Blatt und Stengelglied eine Einheit bilden, das Sprossglied, durch dessen Wiederholung der Spross sich aufbaut), theilt sich dabei nicht nur das Blatt, sondern auch das zugehörige Stengelglied, welches Delpino phyllopodium nennt[1]).

Delpino unterscheidet eine positive und eine negative Verdoppelung. Wenn auf demselben Sprosse nach zweizähligen Quirlen einfacher Blätter zweizählige Quirle mit Doppelblättern und ferner drei- oder vierzählige Quirle folgen, wie das meistens bei Lonicera periclymenum zu sehen ist, so nennt Delpino das Dédoublement positiv; wenn aber die Reihenfolge auf dem Sprosse umgekehrt wäre, so wäre die Verdoppelung negativ; es fände nämlich in den Doppelblättern statt der Theilung einfacher Blätter eine „Zusammenziehung" (contrazione) statt. Ferner unterscheidet der Autor eine wirksame und eine wirkungslose Verdoppelung (sdoppiamenti efficaci e inefficaci), je nachdem sie die Blattstellung zu ändern vermag oder nicht. So ist z. B. in unserer Fig. 1 die Verdoppelung wirkungslos, weil dort die Bildung zweigliederiger Quirle nicht gestört wird, während in Fig. 8 die Verdoppelung zur Bildung vierzähliger Quirle führt, folglich eine veränderte Blattstellung herbeiführt.

Sehr eingehend beschäftigt sich Delpino mit der Frage, ob die Doppelblätter durch Zertheilung ursprünglich einfacher oder durch Verschmelzung zweier (oder auch mehrerer) einfacher Blätter entstehen. Offenbar könne nicht Beides zugleich, sondern nur Eins oder das Andere wahr sein. Er entscheidet sich für die Zertheilung, wofür ja auch sonst allgemein das in Blüthen so häufig vorkommende

1) H. de Vries hat kürzlich die Verdoppelung der Stengelglieder damit nachzuweisen gesucht, dass er zeigte, wie die durch Verdoppelung entstandenen Blätter bei der Kastanie, Hainbuche und Robinie, also Pflanzen mit spiraliger Blattstellung, in senkrechter Richtung auseinanderrücken können. Botanisch Jaarboek, IV, 1893. Over verdubbeling van phyllopodien (mit französ. Résumé).

Dédoublement gehalten wird. Er meint, es übersteige alle unsere Fassungskraft, dass zwei Blattorgane, die aus zwei besonderen Grundlagen (matrice, d. h. aus zwei getrennten Stengelgliedern) entspringen, derart verschmelzen und sich durchdringen könnten, dass sie ein einfaches Blattorgan aus einem Stengelgliede ergäben. Die wirklich auch vorkommende Verschmelzung von Blättern eines Quirls, die in Blüthen so häufig ist, ändere nicht die Blattstellung. Die verwachsenblätterige Corolle sei kein einzelnes Blatt, sondern bestehe aus ebensoviel Blättern auf ebensoviel zugehörigen Stengelgliedern, als wie eine gleichzählige, freiblätterige Corolle, während die Bildung der Doppelblätter den Uebergang aus einem minderzähligen Quirl in einen mehrzähligen oder umgekehrt bedeutet, womit die ganze Blattstellung geändert wird.

Diesem Argument gegenüber wäre aber gleich zu bemerken, dass doch die Verschmelzung ebenfalls wirksam und wirkungslos sein könnte, so wie die Verdoppelung, und dass die von Delpino gelehrte „Contraction" von einer wirksamen Verschmelzung begrifflich gar nicht verschieden ist.

Hören wir nun die Argumente der Gegenpartei. Al. Braun[1]) war der Ansicht, dass die Doppelblätter theils durch Spaltung, theils durch Verwachsung zu erklären sind. Unzweifelhaft sei Spaltung anzunehmen, wenn die Doppelblätter bei spiraliger Anordnung der Blätter ohne jede Störung der Ordnung an der Stelle einfacher Blätter auftraten. Schwieriger sei die Entscheidung bei quirlartiger Blattstellung. „Wo bei der Aufeinanderfolge verschiedenzähliger Quirle, z. B. dreizähliger auf zweizählige, zwei Blätter des folgenden Quirls in eine einzige Lücke des vorangehenden fallen, da tritt häufig an der Stelle von zwei Blättern ein zweitheiliges auf, das ohne Zweifel durch Zusammenschiebung und Verwachsung der Blattanlagen zu erklären ist."

W. Jaenicke fand in Folge seiner Beobachtungen an Weigelien, dass die zweigliedrigen, aus einem einfachen und einem gespaltenen Blatte bestehenden Quirle Uebergangsquirle darstellen, welche zwischen die normal opponirte und die dreizählige Quirlstellung eingeschoben sind, worin ein Zusammenhang zwischen gespaltenen Blättern und dreizähligen Blattquirlen sich zu erkennen gebe. Auch dort, wo

1) Sitz. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 1871.

auf einen solchen Uebergangsquirl ein normal zweizähliger folgt, müsse jener wenigstens als Ansatz zur Bildung eines Dreierquirls angesehen werden. „Der besondere Ort, wo die gespaltenen Blätter grösstentheils auftreten, sowie die besondere Art ihrer Ausbildung sprechen weiter dafür, diese Blattgebilde nicht im eigentlichen Sinne als gespalten aus einer Blattanlage, sondern als verwachsen aus zwei Anlagen aufzufassen." Verfasser beobachtete auch ein einzelnstehendes, tief zweitheiliges Blatt an Stelle eines Zweierquirls und statt eines dreizähligen Quirls ein dreispaltiges Blatt, in welchem demnach drei Blattanlagen in Eines verwachsen waren.

Klein endlich findet die bisher angewandten Kriterien zur Entscheidung darüber, ob ein Doppelblatt ein getheiltes oder ein aus zwei Blättern verwachsenes Blatt sei, unsicher; er sucht deshalb nach zuverlässigeren Kriterien im anatomischen Bau, speciell im Verhalten der Fibrovasalstränge, die aus der Achse in das getheilte Blatt eintreten. Da fand er denn ein zweifaches Verhalten derselben. In den wahren Doppelblättern — und das sind wohl die meisten der von den Autoren beobachteten zweitheiligen Blattgebilde — treten in den Blattstiel oder überhaupt in die Blattbasis doppelt oder fast doppelt so viele Fibrovasalstränge ein, als in ein normales, einfaches Blatt derselben Pflanzenart, im einfachsten Falle also zwei, wenn das normale Blatt einspurig ist, wie z. B. beim Oleander. Weiterhin vereinigen sich dann im oberen Theile des Blattstiels die Bündel zu einem öfter breiteren, bogenförmigen Fibrovasalkörper, der mehr oder weniger weit in der Spreite weiter verläuft, um sich bei der Dichotomie des Mittelnervs zu theilen. Die doppelte Zahl der eintretenden Gefässbündel betrachtet Klein als das sicherste Kriterium zum Beweise, dass das Doppelblatt aus zwei Blättern, aus zwei Blattanlagen congenital verwachsen oder vereinigt sei. Im Allgemeinen acceptirt also Klein die von Braun, dann auch von Jaenicke gehegte Auffassung, doch will er jeden einzelnen Fall anatomisch verificirt haben. Denn es kommen neben diesen echten Doppelblättern auch solche, oft sehr das Ansehen von Doppelblättern besitzende, zweitheilige oder zweispaltige Blätter vor, welche nur die gewöhnliche Zahl von Gefässbündeln, ebenso wie das einfache, ungetheilte Blatt derselben Pflanze erhalten. Diese Blätter betrachtet Klein als wirkliche Einzelblätter, welche aus einfachen Blattanlagen durch, mehr oder weniger genau, dichotome Theilung oder Ver-

zweigung entstanden sind, und für welche er die Bezeichnung „zweispitzige" Blätter anwendet.

„Bei wirteliger Blattstellung," sagt Klein, „können Doppelblätter dadurch entstehen, dass in einem Wirtel mehr Blätter als gewöhnlich gebildet werden, und, den Raumverhältnissen entsprechend, das überzählige Blatt so nahe zu einem anderen auftritt, dass zwischen beiden eine mehr oder weniger innige congenitale Vereinigung zu Stande kommt. Oder das neue Blatt kann sich gesondert ausbilden, so dass die Zahl der Wirtelglieder vermehrt wird. — Dass mit der Bildung der Doppelblätter wirklich eine Vermehrung der Blätter angedeutet ist, ergiebt sich auch daraus, dass bei quirliger Blattstellung auf Doppelblätter sehr oft Quirle höherer Gliederzahl folgen. Weil nun bei der Bildung eines Doppelblattes zwei Blattprimordien ganz nahe beieinander entstehen, so treten an der Stelle, wo sonst nur ein Blatt steht, zwei Blätter auf. Wenn man will, so hat hier Verdoppelung oder Dédoublement stattgefunden, obwohl ich diesen Ausdruck hier lieber gemieden sehen möchte, da er, wie ich glaube, zu falschen Auffassungen führt."

Klein hält also das Dédoublement, so wie es Delpino zur Erklärung der Doppelblätter benützt, für eine falsche Auffassung, und Delpino erklärt es für unbegreiflich, dass durch Vereinigung zweier Blätter und ihrer Stengelglieder ein Blatt auf einem Stengelgliede entstehen könnte. In Wahrheit lassen sich aber für und gegen beide Auffassungen triftige Gründe vorbringen.

Der Umstand, dass das Doppelblatt doppelt soviel Gefässbündel erhält wie das einfache Blatt, dass sein Blattstiel und Mittelnerv im Vergleich mit dem einfachen Blatt verbreitert ist, dass der Mittelnerv oft durch eine Längsfurche in zwei Theile getheilt wird, welche sich weiterhin im Winkel divergirend ganz trennen, ganz besonders aber der Umstand, dass die beiden Blatttheile im Fortgange der Vergleichsreihe auch ganz frei sich ausbilden und als Glieder, als selbstständige Blätter, einem mehrgliedrigen Quirle mit den diesem entsprechenden Divergenzen sich einreihen können: dies Alles spricht für das Dasein zweier Blätter, welche im Doppelblatt in verschiedenem Grade vereinigt sich gebildet haben.

Aber anderseits kann für den Ursprung des Doppelblattes aus einem sich theilenden Blatte mit Grund angeführt werden, dass der untere Theil seiner Spreite, wenn es nicht bis zum Grunde getheilt

ist, doch nur einen, wenn auch oberseits durch die Furche getheilten Mittelnerv und zu beiden Seiten desselben nur zwei Blatthälften aufweist wie ein einfaches Blatt, dessen ganzes Aussehen dieser ungetheilte, untere Blatttheil besitzt; insbesondere aber fällt zu Gunsten des getheilten Blattes in die Waagschale, dass das Doppelblatt im minderzähligen Quirl vollkommen die Stellung eines einfachen Blattes einnimmt.

Weder die Theilung, noch die Vereinigung für sich kann aber das Phänomen der Doppelblätter völlig erklären. Nimmt man Theilung als Grund an, so bleibt es unerklärt, was die beiden Theile bestimmt, sich nicht bloss wie ganze Blätter (sogar mit besonderen Nebenblättern, wenn die Pflanze sonst Nebenblätter besitzt) auszubilden, sondern auch sich von einander zu entfernen und so einen mehrzähligen Quirl mit gleichen Divergenzen zu bilden. Ebensowenig begreift man, warum ein getheiltes Blatt zwei collaterale Achselknospen erhält, da doch sonst die Blätter bei der betreffenden Pflanzenart nur eine Knospe besitzen.

Nimmt man aber Verwachsung zweier Blätter eines mehrgliederigen Quirls an, so begreift man wieder nicht, was die zwei Blätter bewegt, sich einander zu nähern und zuletzt so nahe beieinander angelegt zu werden, dass sie einander hemmen und verschiedengradig und dabei so sehr regelmässig verwachsen können. Die Raumverhältnisse, auf welche sich Klein, wie das so üblich ist, beruft, erklären gar nichts. Ueber einem zweigliederigen Quirl z. B. ist ebenso gut Raum für einen regelmässigen, alternirenden, dreigliederigen Quirl, wie für einen alternirenden, zweigliedrigen Quirl aus zwei einfachen Blättern oder aus einem einfachen und einem zweitheiligen Blatt. Auch erklärt die Verwachsung nicht, dass manche Doppelblätter nur eine, genau mediane Achselknospe bilden.

Dass die Quirle mit Doppelblättern einen Uebergang von minderzähligen zu mehrzähligen Blättern bilden, wird allseitig zugegeben, das lehrt auch der Vergleich unserer Figuren ganz unwidersprechlich. Aber ein wirklicher Uebergang wird weder durch Theilung, noch durch Verwachsung verständlich. Was ist das für ein Uebergang von einem Blatt zu zwei Blättern derselben Achse, wenn ein Blatt sich theilt, oder was für ein Uebergang von zwei Blättern zu einem Blatt, wenn die zwei Blätter verwachsen? Durch gewöhnliche Theilung eines Blattes können nur Blatttheile (Blättchen, Abschnitte)

eines Blattes, kann wieder nur ein getheiltes Blatt entstehen, und die gewöhnliche Verwachsung zweier Blätter kann eben nur zwei verwachsene Blätter, nicht aber ein Blatt liefern. Insofern hat also Delpino Recht, wenn er sagt, es übersteige unser Begriffsvermögen, dass zwei Blätter sammt ihren Stengelgliedern derart verschmelzen könnten, dass ein Blatt mit einem Stengelglied daraus entsteht. Aber er übersieht dabei, dass es doch um nichts leichter begreiflich ist, wie ein Blatt mit seinem Stengelgliede derart sich theilen kann, dass zwei Blätter mit zwei Stengelgliedern als Theilungsproduct daraus hervorgehen.

Man kann ja auch gar nicht sagen, dass die vierzähligen Quirle, die am Gipfel des Zweiges unserer Fig. 7 oder 8 sich bilden, durch Theilung der Blätter zweizähliger Quirle entstanden seien, denn es sind vierblätterige Quirle wie alle anderen, die sich sonst bilden. Es wäre aber absurd, alle vierzähligen Quirle aus zweizähligen abzuleiten. Aber ebensowenig ist der zweizählige normale Quirl von Lonicera u. a. durch Verschmelzung je zweier Blätter eines vierzähligen Quirls, der doch nur in der Abnormität gebildet wird, hervorgegangen.

Klein behauptet freilich auch gar nicht, dass die zweizähligen Wirtel einfacher Blätter aus der Verschmelzung je zweier Blätter des viergliederigen Wirtels entstanden wären, er behauptet es nur für die Quirle mit Doppelblättern. Er denkt daran so wenig, dass er vielmehr nach einem sicheren anatomischen Kriterium gesucht hat, um die echten Doppelblätter von einfachen und aus solchen durch Theilung entstandenen Blättern zu unterscheiden.

Delpino führt den Vergleich durch die ganze fortschreitende Reihe der betreffenden Gebilde consequent bis zu Ende. Er beginnt nun einmal die Reihe mit dem einfachen Blatt, sieht dasselbe sich mehr und mehr theilen, dessen Mittelnerven sich verdoppeln, die Theilproducte sich isoliren und als besondere Blätter auseinanderrücken. Er fasst das Dédoublement der Laubblätter so auf, wie es in den Blüthen, z. B. von Eichler, aufgefasst wird, als Theilung, aber er geht über die gewöhnliche Auffassung hinaus, gestützt auf das Beobachtungsmaterial der Abnormitäten. Die comparativen Morphologen lassen das Dédoublement auch dann noch gelten, wenn zwei Staubblätter aus getrennten Primordien, doch nahe beieinander, gleichsam an Stelle eines Staubblattes hervorgehen, wie z. B. bei

Alisma, wo sechs Staubgefässe im Kreise paarweise genähert stehen. Hier wird Halt gemacht; bis hierher sind es drei dedoublirte Staubgefässe, der Kreis noch immer trimer. Würden aber die Abstände aller sechs thatsächlich vorhandenen Staubgefässe gleich, so wäre das etwas ganz Anderes, dann wäre der Quirl sechszählig. Delpino erkennt aber, dass dies kein so principieller, sondern nur ein gradweiser Unterschied ist. Es sind auch bei Alisma sechs, nur paarweise genäherte Staubblätter, aber sie sind, nach Delpino, aus dreien durch Dédoublement entstanden. Die Genetiker stimmen im ersteren Punkte damit überein, aber sie negiren das Dédoublement, weil sie die äusserste Grenze des Dédoublements wiederum dort erblicken, wo die zwei Staubgefässe aus einem gemeinsamen, wenn auch noch so unbedeutend erhobenen Primordium (wie z. B. bei den Cruciferen) herauswachsen.

Wollte man die Verwachsungstheorie der Doppelblätter ebenso consequent, wie Delpino die Spaltungstheorie, durch die ganze Reihe durchführen, so müsste man von den zwei freien Blättern des mehrzähligen Quirls ausgehen, die Zusammenschiebung und dann die Vereinigung derselben gradweise verfolgen bis zur völligen Zusammenschmelzung zu einem Blatte. Vor dieser Consequenz scheute Klein zurück, weil es ihm, und mit Recht, absurd erscheinen mochte, dass ein Blatt durch Vereinigung zweier Blätter entstanden zu denken wäre.

Klein befolgt nun dasselbe Verfahren wie die Genetiker, welche ein Dédoublement dort nicht gelten lassen, wo es ihrem entwickelungsgeschichtlichen Kriterium, dem Ursprung zweier Blattorgane aus einem Primordium, nicht entspricht. Auch Klein stellt ein Doppelblatt dort in Abrede, wo ein zweispaltiges Blatt seinem anatomischen Kriterium für Doppelblätter nicht entspricht. Das anatomische Kriterium soll aber eigentlich nur einen Ersatz bieten für das entwickelungsgeschichtliche, da doch die Entwickelungsgeschichte der so unstäten und wechselvollen Abnormitäten nicht gut direct verfolgt werden kann. Er nimmt nämlich an, dass die Doppelblätter, in welche zwei Gefässbündel oder zwei Systeme von Gefässbündeln eintreten, auch aus zwei, erst später am Grunde congenital zusammenwachsenden Primordien entstehen, die zweispitzigen Blätter mit einem Bündel oder Bündelsystem auch aus einem erst später sich theilenden Primordium sich bilden. Das ist aber eine hypothetische An-

nahme, welche, was den ersten Punkt betrifft, als für alle Fälle gültig, bezweifelt werden dürfte. Die langen, dedoublirten Staubgefässe der Cruciferen, welche später ohne alle Verbindung frei aus der Blüthenachse entspringen, indem ihr „Primordium" gar nicht mehr kenntlich ist, müssen doch jedes ihr Gefässbündel aus der Achse erhalten, obwohl sie aus einem gemeinsamen Primordium entstanden sind. Nach dem anatomischen Kriterium müssten es, trotz dem Ursprung aus einem Primordium, zwei Blätter sein, nach der Entwickelungsgeschichte aber Theile eines „zweispitzigen" (echt dedoublirten) Blattes[1]).

Wenn man die „Doppelblätter" und die „zweispitzigen" Blätter durch diese Benennungen nach der anatomischen Seite hin abgrenzen will, ohne dieser Unterscheidung einen tieferen Sinn beizulegen, so ist nichts dagegen einzuwenden. Entschieden dagegen aber müsste ich sein, wenn damit etwas Bestimmtes über ihren Ursprung ausgesagt werden soll, wenn die einen Blätter durch Verwachsung, die anderen durch Theilung erklärt werden sollen. Ich kann der anatomischen Methode — in Uebereinstimmung mit Eichler[2]) — keinen so hohen Werth in morphologischen Fragen zugestehen, wie Klein im Anschlusse an einige französische Botaniker es thut. Wohin diese Methode führen kann, haben bezüglich der Deutung der Phyllocladien von Ruscus und Verwandten Duval-Jouve und Van Tieghem uns recht klar gemacht, indem sie mit dem Kriterium der Anordnung der Gefässbündel in jenen Flachzweigen zu beweisen suchten, dass es keine blattähnlichen Achsenorgane, sondern echte Blätter sind[3]).

Auch für die Doppelblätter kann die anatomische Methode keine

---

1) Klein verspricht Mittheilungen über die Anwendung der anatomischen Methode auf die Cruciferenstamina, um über das hier angenommene Dédoublement ins Reine zu kommen. Ich fürchte, dass die Anatomie das Dédoublement im gewöhnlichen Sinne nicht bestätigen wird, obwohl sie dabei diesmal gegen die Entwickelungsgeschichte auf die richtige Fährte führen wird.

2) Man lese die empfehlenswerthen Bemerkungen in der Einleitung zum ersten Theil der Blüthendiagramme zu dem „unterständigen Fruchtknoten" S. 49.

3) Bulletin de la société botanique de France, tom. 24 (1877) und tom. 31 (1884). Ich verweise auf eine Abhandlung über die Cladodien der Asparageen (Danaë, Semele, Ruscus und Asparagus), die ich vor Kurzem in den Schriften der böhmischen Akademie in Prag, II. Jahrg., 1893 (böhmisch mit deutschem Résumé) veröffentlicht habe.

zuverlässigen Kriterien liefern. Wenn man auch annimmt, dass in den Doppelblättern zwei Blätter verwachsen sind, so wird man doch zugeben müssen, dass dies eine Verwachsung eigener Art, mehr eine gegenseitige Durchdringung und Einswerdung ist. Im unteren Theile des Doppelblattes, beiderseits vom Mittelnerv, bevor dieser dichotomirt, ist jedes Blatt nur mit einer Hälfte entwickelt, und beide Hälften geben zusammen in Wirklichkeit nur ein Blatt. Wenn nun eine solche Halbirung und Einswerdung mit den beiden Blattflächen vor sich geht, warum könnten bei noch innigerer Vereinigung nicht auch die beiden Gefässbündel oder Bündelsysteme, welche das Doppelblatt bei minder fortgeschrittener Vereinigung erhält, derart miteinander verschmelzen und nur halbseitig entwickelt werden, dass factisch nur ein Bündel oder Bündelsystem zur Ausbildung käme? Damit wäre aber ein „zweispitziges" Blatt gegeben. Logisch und vom vergleichenden Standpunkt, der vor Allem massgebend ist, muss diese Consequenz durchaus zugegeben werden. Klein selbst giebt ein hübsches Indicium dafür beim Oleander. Er bildet l. c. auf Taf. XIII in Fig. 1—3 drei Doppelblätter ab, von denen das erste fast zur Mitte und sein Mittelnerv bald über dem Grunde getheilt ist, das zweite nicht so tief gespalten und dessen Mittelnerv etwas höher dichotomirt, das dritte kurz zweilappig und mit etwa erst in der Mitte sich theilendem Nerv versehen ist. Dazu gehören die Querschnitte des Blattstiels 1a, 2a, 3a. Das normale einfache Oleanderblatt hat im Stielquerschnitt, der mehr oder weniger dreieckig mit abgerundeten Ecken erscheint, einen stark entwickelten halbmondförmigen Fibrovasalkörper und rechts und links davon ein Paar (cf. 3) ganz schwach entwickelte Gefässbündel. Der Querschnitt 1a des Stiels des Doppelblattes (Fig. 1) hat nun die breite Form zweier verschmolzener Stielquerschnitte, zeigt auch zwei halbmondförmige, ziemlich entfernte Fibrovasalkörper mit zwei schwachen Bündeln dazwischen. In Fig. 2a ist der Querschnitt schon abgerundet dreieckig, ähnlicher einem normalen Stielquerschnitt, die zwei grossen Bündel sind bedeutend mehr genähert, die Innenbündel sind verschwunden. Im dritten Querschnitt endlich (3a) sind beide Hauptbündel zu einem breiteren Bande verschmolzen. Von da ist nur ein kleiner Schritt bis zur Bildung des einfachen Bündels, welches das in Fig. 5 abgebildete „zweispitzige" Blatt besass und welches „in Grösse und Ausbildung fast kaum abweichend" war vom entsprechenden

Bündel eines in demselben Quirl gewesenen normalen, einspitzigen Blattes. Der Unterschied des Bündels des zweispitzigen Blattes vom Bündel der Fig. 3a ist ebenso graduell, wie derjenige dieses Bündels von den zwei stark genäherten Bündeln, und daher kein Grund vorhanden, dieses zweispitzige Blatt vom Begriffe des Doppelblattes auszuschliessen; um so weniger, wenn man die im Folgenden aufzudeckende wahre Bedeutung des Doppelblattes erkannt hat.

In meiner hier vorliegenden Fig. 2a ist das Blatt *e* noch kaum ein zweispitziges Blatt zu nennen, da es nur eine schwache, seitliche Ausrandung sehen lässt; der Nerv, der in das schwache, seitliche Läppchen ausgeht, ist von anderen Seitennerven des Blattes nur durch etwas stärkere Ausbildung verschieden, man möchte also schwerlich ein Doppelblatt dahinter vermuthen, auch dürfte es nur die gewöhnlichen Bündel des einfachen Blattes im Stielgrunde besessen haben, und doch ist es ein Doppelblatt, wenn auch nur schwach ausgeprägt, denn es befand sich in der Blattzeile mit typischen Doppelblättern *g i* in Fig. 2, 2d, 2e und trug eine Doppelknospe in seiner Achsel. Dasselbe gilt auch von dem Blatt *e* in Fig. 2c. Leider habe ich zur Zeit, wo ich diese Blätter fand, auf die Gefässbündel nicht geachtet. Doch durch Klein's Arbeit auf diesen Punkt der ganzen Frage aufmerksam gemacht, habe ich das Versäumte nachgeholt, um mich aus eigener Anschauung über den Werth des anatomischen Merkmals zu belehren, obwohl mich schon die obige theoretische Erwägung am Endresultat nicht zweifeln liess. Die von mir in Gemeinschaft mit meinem Sohne durchgeführte Untersuchung der Gefässbündel an Schnitten im Insertionsniveau des Blattstiels von Lonicera periclymenum und weiter oberwärts ergab Folgendes. Der Stiel des normalen Blattes besitzt am Grunde drei stärkere Gefässbündel, so wie De Bary und Klein es für die Gattung Lonicera überhaupt angeben, ein mittleres und zwei seitliche, nahe den Rändern dann noch 1—2 ganz kleine Bündel. Das Doppelblatt enthielt im Stielgrunde sehr oft vier starke Bündel in gleichen Abständen, je zwei symmetrisch von der Mittellinie (während nach Klein's Kriterium sechs oder fünf Bündel sein sollten), aber keine schwachen Randbündel. Auf etwas höherem Schnitte sah ich zwei davon auf einer Seite zu einem breiteren Bündel zusammengeflossen, noch höher auch die zwei der anderen Seite, so dass der Querschnitt darin zwei breite, bogenförmige Bündel besass,

die sich weiterhin zu einem noch breiteren Bündel vereinigten. Ein andermal sahen wir allerdings fünf Bündel im Querschnitt der Stielbasis, das mittlere breiter, aber dünner als die anderen, höherhin an Stelle desselben zwei mittlere, kleine, runde Bündel, in welche sich also das breitere, mittlere Bündel getheilt hatte; die beiden grösseren Bündel der einen Seite waren zu einem um so viel breiteren Bündel vereinigt, noch höher waren nur zwei sehr breite, symmetrisch zu Seiten der Mediane gelegene Bündelkörper vorhanden, die also offenbar durch Vereinigung je eines Astes des mittleren Bündels mit den zwei seitlichen entstanden waren. Dies Alles würde noch einigermassen dem Klein'schen Kriterium entsprechen (obwohl die Vierzahl aus der doppelten Dreizahl sich schon nicht wohl ableiten lässt), mehr noch aber erklärt es sich damit, dass eine breitere Blattstielbasis auch mehr Bündel als gewöhnlich erhalten muss. Ein schwach ausgebildetes Doppelblatt mit nur ganz kurz ausgerandeter Spitze und einem im obersten Drittel sich gabelnden Hauptnerve, aber mit kaum verbreitertem Blattstiel, machte mich auf das Verhalten der Gefässbündel besonders neugierig. Der basale Schnitt zeigte aber nur drei stärkere Bündel, davon eines gerade in der Mitte, und zur Seite des einen seitlichen Bündels am Rande noch ein schwaches Bündel, also dasselbe, was ein gewöhnliches ungetheiltes Blatt zeigt. Nach Klein wäre dies ein „zweispitziges“ Blatt. Nichtsdestoweniger war es ein wahres Doppelblatt, denn es stand in der Längszeile der anderen ausgesprochenen Doppelblätter und besass auch die den Doppelblättern der Lonicera eigenthümliche Längsrinne des Mittelnervs, welche die einfachen Blätter nicht besitzen. Das anatomische Merkmal liess hier, was mir gar nicht unerwartet kam, vollkommen im Stiche. Mehr als auf dieses, möchte ich auf die rinnenförmige Vertiefung des Mittelnervs geben, denn ich fand diese auf allen Doppelblättern des Geisblattes, welche ich daraufhin besah; obwohl ich durchaus kein allgemeines unfehlbares Kriterium daraus machen will, weil es wahrscheinlich bei anderen Pflanzen sich auch nicht immer bewähren möchte. An den noch weiter zu besprechenden zweispaltigen Doppelblättern der Fruchthülle bei der Hainbuche z. B. zeigt der oben gegabelte Mittelnerv keine Längsfurche. Viel mehr als alle solche einzelne Kriterien gilt eine gründliche vergleichende Untersuchungsmethode.

Die kritische Analyse der beiden entgegengesetzten Auffassungen

der Doppelblätter, die ich soeben beendet habe, weist uns nun schon von selbst auf den wahren Weg, der zum richtigen Verständniss der Doppelblätter führt. Wenn manche Gründe bestimmt für die Theilung, andere Anzeichen ebenso bestimmt für die Verwachsung (Vereinigung) sprechen, die Summe der Erscheinungen aber weder durch Theilung, noch durch Verwachsung allein sich vollkommen erklärt, an etwas Anderes aber gar nicht gedacht werden kann, so bleibt nichts Anderes übrig als anzunehmen, dass das Doppelblatt zugleich der Theilung eines Blattes und der Verschmelzung zweier Blätter seine Entstehung, seine Formen und seinen inneren Bau verdankt.

Das klingt paradox, denn man sollte meinen, was auch Delpino ausdrücklich aussprach, dass entweder Eines oder das Andere, nicht aber Beides zugleich wahr sein kann. Das Paradoxe bedarf also der Aufklärung.

Die Doppelblätter gehören zu jener Klasse von Abnormitäten, welche in grosser Mannigfaltigkeit der Form sich bildend in vollständige Reihen zwischen zwei Extremen, als den Grenzformen der Reihe, zusammengestellt werden können. Solche Abnormitätenreihen sind immer das Erzeugniss zweier gleichzeitig auf ein Organgebilde oder auf einen Punkt wirkenden Bildungskräfte, organischen Bildungstriebe oder organbildenden Tendenzen, wie immer man die, bestimmte Organe bildenden, sonst in ihrem Wesen unbekannten, im Verlaufe einer organischen Entwickelung in Thätigkeit gesetzten oder ausgelösten Ursachen der Organbildung nennen will. Selbstverständlich muss, da keine Kraft ohne den Stoff ist, angenommen werden, dass diese Kräfte von bestimmten Verbindungen und Vertheilungen organischer Stoffe ausgehen.

Beide Bildungskräfte würden, jede für sich wirksam, etwas Normales schaffen, in ihrem Zusammenwirken schaffen sie das Abnormale, welches, je nach dem Kraftverhältniss beider Factoren, bald dem einen, bald dem anderen Normalen in verschiedenem Grade sich nähert. Die eine Bildungskraft ist specifisch, sie schafft das Normale in einer bestimmten Form und Qualität oder Quantität am bestimmten normalen Orte des Entwickelungsganzen, die andere schafft ein Normales, welches einer anderen Stelle in demselben Entwickelungsganzen entspricht, oder einer analogen Stelle eines

anderen specifisch verschiedenen Entwickelungsganges angehört, bei der nämlichen Art aber als abweichende Variation ausnahmsweise auftritt.

Die Verschiedenheit der Gebilde, welche durch die beiden Bildungskräfte erzeugt werden, ist entweder qualitativ oder quantitativ, wonach zwei besondere Fälle auseinander zu halten sind. Qualitativ ist die Verschiedenheit namentlich, wenn die eine Tendenz ein bestimmtes morphologisches Glied als Fortpflanzungsorgan, die andere aber als vegetatives Organ ausbilden würde. Das Zusammenwirken, die Concurrenz beider organischen Kräfte ergiebt die zahlreichen und mannigfaltigen Mittelformen zwischen beiden Organen. Dahin gehören also die Mittelformen zwischen normalem Staubblatt oder Staubgefäss und dem Laubblatt oder Blumenblatt (dieses noch zu den vegetativen Organen gerechnet), zwischen Carpell und Laubblatt oder Blumenblatt, zwischen den vier Fächern einer Anthere und den vier Flügeln eines vegetativen Excrescenzblattes (doppelspreitigen Blattes), zwischen dem Ovulum (oder der Samenanlage) und einem Blattzipfel oder flächenständigen Blattauswuchs des anstatt des Carpids gebildeten Laubblattes, dann auch zwischen der Fruchtschuppe der Coniferen und einer reducirten vegetativen Knospe. Anders als durch Zusammenwirken zweier Bildungskräfte sind diese abnormen Mittelformen gar nicht verständlich und denkbar. Ich habe diese Ansicht schon vor langer Zeit bezüglich der Abnormitäten des Ovulums vorgetragen, auch Strasburger hat sich bezüglich der Fruchtschuppe der Coniferen und des Ovulums in ähnlichem Sinne ausgesprochen.

Das Staubblatt und das Laubblatt sind beides normale, qualitativ verschiedene Formen eines Blattes, doch gehört das Laubblatt an einen anderen Ort als das Staubblatt. Wenn nun in Folge besonderer physischen, doch meistens noch sehr wenig aufgeklärten Einflüsse die laubblatterzeugende Bildungskraft, gleichsam verirrt, dort in Thätigkeit kommt, wo bereits normal die das Staubblatt bildende Kraft in Wirkung gesetzt ist, so muss ein Conflict, eine beiderseitige Hemmung der Kräfte und der ihnen entsprechenden Organgebilde eintreten, wodurch eben die abnormalen Zwischenformen entstehen.

Eine analoge Ursache hat auch die Bildung der Doppelblätter. Ich habe schon in einer früheren Arbeit über den Aehrchenbau von

Streptochaeta[1]), wo ich beiläufig auf die Doppelblätter der Lonicera periclymenum zu sprechen kam, meine Ansicht über dieselben dahin formulirt: „Ich fasse die Uebergangsformen der Doppelblätter so auf, dass ich sage, es streiten bei der Bildung derselben zwei ungleich alte Strebungen oder Bildungskräfte, nämlich das Streben, zwei Blätter, und das Streben, drei Blätter in demselben Quirl oder Cyklus zu bilden. Die Durchdringung und theilweise Einschränkung beider verschiedenen Strebungen giebt die intermediäre Form."

Dies muss ich nun noch etwas näher erläutern. Die beiden normalen Grenzformen, zwischen denen sich die abnormalen Formen der Doppelblätter bewegen, sind der minderzählige (z. B. zweizählige) und der mehrzählige (z. B. dreizählige) Quirl. Beide Quirle sind an sich normal, doch ist bei der Lonicera nur der zweizählige Quirl in Folge Vererbung zur constanten specifischen, altererbten Eigenschaft der Pflanze geworden, der dreizählige oder vierzählige Quirl ist eine für diese Art abnormale, nur unter gewissen Umständen ausnahmsweise jeweilig neu auftretende Bildung. Der Unterschied zwischen den beiden Grenzformen, dem zwei- und dreizähligen Quirl, ist aber nicht, wie in den früher erwähnten Beispielen, qualitativ, sondern quantitativ, da zur Quantität auch die Zahl gehört. Mit der Zahl auf einem bestimmten Raume ist dann auch die Divergenz der Abstände, die Blattstellung verschieden. Die ältere, normale Tendenz erzeugt die zweizähligen, alternirenden Quirle; die jüngere Variationstendenz, wo sie auf einem Sprosse zur alleinigen Geltung gelangt, bildet dreizählige oder vierzählige Quirle; wo sie aber in einer gewissen Region des Sprosses, bei der Anlage eines Quirls, die alte specifische Tendenz nicht ganz verdrängt hat, so dass beide Bildungskräfte zusammenwirken, dort entsteht ein Doppelblatt an Stelle eines Blattes im zweizähligen Quirl, zugleich aber an Stelle zweier Blätter im drei- oder vierzähligen Quirle, der sich, wenn die specifische Bildungskraft nicht wäre, an derselben Stelle bilden würde. Die Variationstendenz, die nicht voll zum Durchbruch kommen kann, bewirkt, dass ein oder beide Blätter des normalen, zweizähligen Quirls sich theilen, in geringerem Grade, wenn die Variationstendenz die schwächere ist, um so vollständiger, je mehr letztere überwiegt. Die specifische Tendenz aber modificirt das Werk der Variations-

1) Sitzungsberichte der k. böhm. Ges. d. Wiss., 11. Jänner 1889.

tendenz in der Weise, dass zwei Blätter im Dreier- oder Viererquirle zusammenrücken oder, wenn die Annäherung grösser wird, am Grunde sich vereinigen, dann bis zur Mitte oder bis nahe zur Spitze verwachsen oder vielmehr sich vereinigt bilden müssen, je nachdem die specifische Tendenz zur Bildung des zweizähligen Quirls mehr und mehr über die Variationstendenz obwaltet. Jetzt wird es verständlich sein, wie das Paradoxon gemeint war, dass das Doppelblatt durch Theilung eines Blattes und durch Verschmelzung zweier Blätter zugleich zu Stande kommt.

Die Fig. 12—16 sollen es erläutern, wie die beiden Kräfte zusammenwirken und als Resultat ein oder zwei Doppelblätter ergeben. In Fig. 12 würde die specifische Tendenz zwei opponirte Blattanlagen *a d* hervorbringen. Die Variationstendenz würde drei Blattanlagen *a b c* erzeugen. Das Blatt *a* bliebe in beiden Fällen an seinem Platze, das opponirte Blatt *d* fiele auf den Radius *R*, im dreizähligen Quirle fielen die beiden anderen Blätter *b c* auf die Radien *rr*. Wenn beide Kräfte zusammenwirken, so müssen die Blätter *b* und *c* auf die Radien $\varrho\varrho$ kommen, welche zwischen *R* und *rr* liegen, und die Radien $\varrho\varrho$ sind die Diagonalen der Kräfteparallelogramme. Jeder Radius ϱ wird bald näher gegen *r*, bald näher gegen *R* fallen, je nachdem die Tendenz zur Bildung eines Dreierquirls oder eines Zweierquirls überwiegt. In Fig. 13 sehen wir die Blätter *b* und *c* auf den Radien $\varrho\varrho$ zusammengerückt, so dass sie sich eben berühren oder doch nur geringfügig am Grunde zusammenhängen müssen. Wir nehmen an, die Blätter seien einspurig, so stehen die beiden Gefässbündel in Fig. 13 noch weit von einander ab. In Fig. 14 überwiegt die specifische Bildungskraft, die Resultanten $\varrho\varrho$ fallen ganz nahe zum Radius *R*, die Blätter *b* und *c* können sich auf den einander zugekehrten Seiten nicht mehr völlig frei ausbilden; nur ihre Obertheile, welche nach aller Analogie der gewöhnlichen Blattentwickelung zuerst entstehen als schmälere Anlagen, welche sich noch nicht hemmen, bilden sich frei aus als Blattlappen des definitiven Blattes, aber der später sich entwickelnde Grundtheil wird, wie Fig. 14 zeigt, einfach sein, dem Grundtheil des einfachen Blattes *d* näherstehend, jedoch durch zwei schon sehr genäherte Gefässbündel die Mitwirkung der zweiten Kraft (der Variationstendenz) bei seinem Entstehen bezeugend. Zuletzt wird die Tendenz zur Bildung des Dreierquirls nur noch im ersten Ent-

stehen der beiden Blattlappen sich äussern, und zwar wird sie, wie das für abgeschwächte, verkümmernde Gebilde und Bildungskräfte eine altbekannte Regel ist, verspätet in Thätigkeit kommen, d. h. das Doppelblatt wird als einfache Anlage *d* auftreten, die erst etwas später in zwei Spitzen, als letzte Spur der Blätter *b* und *c* ausgehen wird, und die Bündel werden im Basaltheil des Blattes in Eins zusammenfallen, d. h. es wird das einfache Blatt *d* mit einfachem Bündel und mit zwei Spitzen daraus hervorgehen als schwächste Modification des Doppelblattes. Es ist wahr, dass das zweispitzige Blatt schon sehr nahe steht dem einfachen Blatt, aber es zeigt noch eine Spur der Einwirkung der Variationstendenz, muss daher immer noch als Doppelblatt betrachtet werden.

Damit ist freilich nicht gesagt, dass alle zweispitzigen Blätter die gleiche Bedeutung hätten. Manche der von Klein besprochenen Blätter dieser Art mögen einfach dadurch entstanden sein, dass die Verzweigung des Blattes statt monopodial (seitlich) dichotom stattgefunden hat, ohne dass damit ein Uebergang zur Mehrzähligkeit im Quirl oder Spiralcyklus angedeutet würde. Um zu entscheiden, ob ein zweispitziges Blatt ein Doppelblatt nach der hier gegebenen Erklärung darstellt oder nicht, muss in jedem Falle eine vergleichende Untersuchung angestellt werden; das anatomische Merkmal ist zu dem Zwecke ganz unbrauchbar.

Im Quirl Fig. 15 würde die specifische Bildungskraft die zwei Blätter *e f* erzeugen, die Variationstendenz aber die vier Blätter *a b c d*. Wenn wieder beide zusammenwirken, so geschieht weder das Eine noch das Andere, sondern die Blattanlagen *a b* fallen in Fig. 16 zusammen in *e* und die Blattanlagen *c d* in *f*. Man kann ebenso gut sagen, die Blätter *a b* sind zum Doppelblatt *e* und *c d* zum Doppelblatt *f* vereinigt, als es haben sich die Blätter *e* und *f* in die Abschnitte *a b* und *c d* getheilt.

Der Terminus Doppelblatt ist aber darum gut gewählt, weil es ebenso gut durch Verwachsung doppelt, als durch Theilung verdoppelt genannt werden kann.

Bedeutung und Ursprung der Doppelblätter erklären es auch, dass die Quirle mit Doppelblättern so häufig auf Sprossen, die mit decussirter Blattstellung begonnen haben, als Vorläufer drei- und viergliederiger Quirle auftreten. Die beiden organbildenden Tendenzen treffen eben in der Grenzregion der zweigliederigen und

mehrgliederigen Quirle zusammen, bis zuletzt im obersten Sprosstheil die jüngere Variationstendenz obsiegt. Andermal, wie in Fig. 1, behauptet sich die specifische Bildungskraft durch den ganzen Spross, ja sie erstarkt verhältnissmässig, so dass nur Doppelblätter, davon die oberen minder getheilt sind, aber keine mehrzähligen Quirle gebildet werden. Ganz erklärlich wird nunmehr auch der Umstand, auf den ich bereits früher aufmerksam gemacht habe, dass nämlich in der Regel die zweizähligen Quirle, in welchen Doppelblätter vorkommen, mit Paaren opponirter einfacher Blätter abwechseln. Die Doppelblätter müssen nämlich ihrer Natur nach sowohl dem Blattstellungsgesetze des minderzähligen, wie des mehrzähligen Quirls entsprechen, d. h. es müssen beiderlei Quirle möglichst alterniren. Wenn z. B. zwei aufeinanderfolgende decussirte Quirle in ihren beiden Blättern nach der in Fig. 15 veranschaulichten gesetzlichen Weise dedoubliren, d. h. den Uebergang zum vierzähligen Quirle machen würden, so würden die zwei vierzähligen Quirle, die in den Doppelblättern angedeutet sind, übereinander fallen, statt zu alterniren. Auch die Dreierquirle, die durch Verdoppelung je eines Blattes zweier decussirten Paare entständen, würden nur sehr unvollkommen alterniren. Aber mit Zweierquirlen kreuzen sich oder wechseln ab vier- und dreizählige Quirle, die aus zweizähligen durch Dédoublement entstanden sind, nach dem Blattstellungsgesetze. In den dreizähligen Quirlen, welche im oberen Theile des Sprosses (Fig. 5) mit zweizähligen Quirlen abwechseln, haben auch je zwei vordere Blätter dieselbe Lage wie die vorn stehenden Doppelblätter unter ihnen. Sobald es aber zur Bildung von lauter alternirenden drei- oder vierzähligen Quirlen kommt, so lassen sich di[illegible] nicht mehr auf alternirende Zweierquirle zurückführen, weil [illegible]ine andere Bildungstendenz unbeschränkt waltet und die [illegible]llung bestimmt. In Fig. 3 erkennt man im Dreierquirl *ee*[illegible]endenz zur Bildung des Zweierquirls darin, dass die Blät[illegible]er dem Doppelblatt *c* näher beieinander stehen. Auch im [illegible] Dreierquirl, der mit dem vorigen möglichst alternirt, [illegible]
sammengerückt; weil aber die so[illegible]
superponirt wären, so sind sie [illegible]
nirende Blattstellung, so dass [illegible]
näherter Blätter alterniren.

Auch bei spiraliger [illegible]

sind nicht bloss durch Verwachsung hervorgebracht, sondern sie entstehen auch dort beim Uebergang aus einer Blattstellung in eine andere oder beim Schwanken zwischen zwei Blattstellungen in Folge zweier zusammenwirkender Strebungen. So fand ich bei Ruscus aculeatus ein Doppelblatt (der Niederblattformation) mit einem dichotom getheilten Cladodium als Achselspross in der Blattachsel (nach Art der noch zu besprechenden Doppelknospen) beim Uebergang aus der $^2/_5$-Stellung in die zweizeilige Stellung, die nach einer Dichotomie des Zweiges eintrat. Nach der Tendenz zur Zweizeiligkeit hätte einem bestimmten Blatte ein zweites gegenüber fallen sollen, nach der Tendenz zur $^2/_5$-Stellung demselben Blatte zwei Blätter mit den Divergenzen $^2/_5$ entgegenstehen; die intermediäre Stellung ergab ein Doppelblatt mit einem Doppelcladodium[1]).

Die Erklärung des Dédoublements und der Doppelblätter, die sich mir aus vergleichenden Untersuchungen der abnormalen Sprosse von Lonicera periclymenum mit Hilfe kritischer Reflexion ergeben hat, wird auch noch durch axilläre Productionen der Doppelblätter bestätigt. Auch in diesen findet man zwei Extreme, welche den beiden Extremen, zwischen denen die Doppelblätter schwanken, entsprechen, und zweierlei intermediäre Formen, deren jede einem der Extreme näher steht. Die normale, einfache Knospe beginnt mit einem transversalen Blattpaare, auf welches weitere Paare in decussirter Stellung folgen. Diese einfache Knospe entspringt in der Achsel des minder getheilten Doppelblattes, welches aber doch oft zwei tief am Grunde sich trennende und dort in einen durch Furche zweigetheilten gemeinsamen Nervenstamm vereinte Mittelnerven besitzt (Fig. 2e). Die Knospe ist axillär zum ganzen Doppelblatte, nicht bloss zu einem der beiden Theilblätter desselben, was ebenfalls beweist, dass hier keine gewöhnliche (freilich congenitale) Verwachsung zweier Blätter vorliegt, da die einfache Knospe eher zu einem einzelnen, getheilten Blatte passen würde. Das Dédoublement im Blatte hat die knospenerzeugende Region, welche an der Grenze des Blattes und Stengelgliedes liegt, und somit wohl auch das Stengelglied selbst (das Phyllopodium) noch nicht berührt; hier waltet noch die specifische Tendenz. Umgekehrt ist der Fall dort,

1) S. die Fig. 28 A—D in meiner oben citirten Abhandlung über Cladodien der Asparageen.

wo das Doppelblatt zwei collaterale Knospen birgt. Doch geht auch hier das Dédoublement im Blatt mit dem in der Knospenregion nicht ganz parallel. Die doppelte Knospe findet sich nicht nur dort, wo zwei Blätter nur am Grunde ein wenig vereinigt sind (Fig. 2d, 4a), sondern öfter auch dort, wo die Vereinigung bedeutender oder die Theilung geringer ist (Fig. 4c). Das Kraftverhältniss beider Tendenzen in Blatt und Achselknospe ist oft ein ungleiches.

Die intermediären Knospen sind von zweierlei Art: 1. einfache Knospen mit complicirterer Blattstellung und 2. dichotom getheilte Knospen.

1. Die einfachen Knospen mit complicirterer Blattstellung sind selbst wieder ziemlich mannigfaltig. Einige derselben, sämmtlich den Achseln von Doppelblättern des Sprosses Fig. 3 entnommen, sind in den Fig. 3a, 3d, 3h diagrammatisch dargestellt. Der normalen Knospe am nächsten steht noch die Knospe aus der Achsel des Blattes α' (ihr Diagramm in Fig. 3d), weil sie auch mit zwei lateralen Vorblättern $\alpha\beta$ anfängt, welche hier jedes auch ihrerseits ein kleines Achselknöspchen besitzen. Dann folgen zwei Blätter im selben Kreise, aber nicht opponirt, sondern nur eines, ein hinteres δ mit α und β alternirend, das andere ε seitlich links verschoben, also wie ein unvollständiger Dreierquirl, dem ein seitlich vorderes Blatt rechts fehlt. Denkt man sich den Quirl vollständig, so alternirt mit ihm ein folgender regelmässiger Dreierquirl, und dann folgen noch zwei weitere dreizählige Quirle in regelmässiger Alternation. Die Knospe Fig. 3d unterscheidet sich also von einer normalen Knospe nur dadurch, dass nach dem zweiten unvollständigen Uebergangsquirl durchaus dreizählige Quirlstellung eintritt.

Die Achselknospe Fig. 3a aus der Achsel vom Doppelblatt a in Fig. 3 ist durchgängig dreizählig gebaut. Schon der Vorblattquirl $\alpha\beta\gamma$ ist dreizählig, mit dem dritten Blatt nach vorn. Merkwürdig ist dabei, dass die drei Blätter am Grunde untereinander verwachsen sind, wie Fig. 3b es zeigt. Solche Vorblattquirle kommen nicht selten an Achselknospen der Doppelblätter vor (z. B. auch in Fig. 3e, 3h, in Fig. 4b, 7a), aber die fernere Blattstellung kann verschieden sein. Hier in Fig. 3a haben die mehr seitlichen Vorblätter $\alpha\beta$ wieder Achselknöspchen, das vordere Vorblatt γ ist aber knospenlos. Mit dem Vorblattquirl alternirt ein zweiter Dreierquirl $\delta\varepsilon\varepsilon$,

dessen Blätter ebenfalls und zwar noch höher hinauf verwachsen sind (Fig. 3c), die übrigen dreizähligen Quirle waren schon freiblätterig und alternirten auch regelmässig.

Die Knospe Fig. 3h in der Achsel des Doppelblattes c' geht von der anfänglichen dreigliederigen Quirlstellung zur viergliederigen Quirlbildung über. Der Vorblattquirl $\alpha\beta\gamma$ ist wieder verwachsenblätterig, wie Fig. 3i ihn darstellt, seine drei Blätter haben sämmtlich Knöspchen in ihren Blattachseln. (In Fig. 31 sind die drei Knöspchen nach Wegnahme der Vorblätter zu sehen.) Mit dem Vorblattquirl alternirt ein zweiter dreizähliger Quirl $\delta\varepsilon\varepsilon$, dieser ist aber bereits freiblätterig (Fig. 31 von vorn, in Fig 3k von hinten, wo die Vorblätter $\alpha\beta$ von einander mehr abstehen). Dann folgen als Uebergangsschritt zwei rückseits beieinander stehende Blätter $\zeta\zeta$, als wie ein Doppelblatt, welches dem Blätterpaar $\varepsilon\varepsilon$ gegenüber steht. Der folgende Quirl ist bereits vierzählig, in Alternanz mit den Blättern $\varepsilon\varepsilon\,\zeta\zeta$, dann noch ein vierzähliger Blattquirl.

Weshalb ich die Knospen Fig. 3a und 3h, die mit dreizähligem Vorblattquirl anfangen, als Uebergangsknospen betrachte, wird aus dem Folgenden ersichtlich.

2. Die dichotomen Knospen, die man auch Doppelknospen, analog den Doppelblättern, nennen kann, sind sehr merkwürdige Gebilde. Sie weichen so sehr von dem in der Morphologie Gewohnten ab, dass sie sich eben auch nur durch das Zusammenwirken zweier Bildungskräfte, von denen die eine eine einfache Knospe, die andere zwei Achselknospen zu setzen strebt, begreiflich machen lassen. Sie dürften ähnlich auch bei anderen Pflanzen mit Doppelblättern vorkommen, sind aber bisher unbeachtet geblieben. Nur Delpino hat bei der Olive dichotome Achselknospen der Doppelblätter beobachtet und auch auf deren Blattstellungen einigermassen geachtet.

Die dichotomen Knospen fangen, wie die zuletzt besprochenen einfachen Knospen, mit einem dreizähligen Vorblattquirl an, dessen Blätter ebenfalls meistens am Grunde vorn verwachsen sind.

Wir beginnen mit der Achselknospe des bereits besprochenen, nur schwach zweilappigen Doppelblattes c (in Fig. 2a) aus dem Diagramm Fig. 2. Eigentlich war es keine Knospe mehr, sondern ein proleptisch entfalteter Achselspross, dergleichen auch sonst auf den Schösslingen der Lonicera periclymenum manchmal auszutreiben

pflegen. Fig. 2b stellt den Grundriss dieses Achselsprosses, der Mutterachse A und des opponirten einfachen Blattes mit normaler Achselknospe dar. Die Blätter $\alpha\beta\gamma$ sind lanzettlich, wie die folgenden, kurz gestielt und vorn am Grunde unter sich zusammenhängend. Die Vorblätter $\alpha\beta$ haben mehr seitliche Stellung als einem Dreierquirl eigentlich zukommt und stehen daher rückwärts weiter von einander ab. Vorblatt γ besitzt ein Achselknöspchen, α und β nicht. Nun theilt sich der Spross dichotom, jeder Dichotomiezweig beginnt mit einem von der Hauptmediane (des Tragblattes und der ganzen Achselknospe) etwas abweichenden, schief vorn und hinten gestellten opponirten Blattpaare, mit welchem sodann ein weiterer zweizähliger Quirl alternirt. Der Spross beginnt also einfach, mit dem dreizähligen Vorblattquirl, um sich sofort in zwei Dichotomiezweige zu theilen. Man könnte zwar glauben, dass diese Dichotomiezweige eigentlich zu den Vorblättern $\alpha\beta$ axillär sind, weil die ersten Blätter derselben $\delta\varepsilon$ dieselbe transversale Stellung zu diesen Vorblättern zeigen wie in wirklichen Achselknospen, und weil überdies das Vorblatt γ ein kleines Achselknöspchen besitzt, welches aber den Vorblättern $\alpha\beta$ fehlt; weshalb es scheinen möchte, dass deren Achselknospen zu den beiden Dichotomiezweigen sich entwickelt haben. Aber erstens findet sich zwischen den Zweigen keine Spur weiterer Blätter oder überhaupt eines Vegetationspunktes, der somit ablastirt sein müsste, zweitens aber lehrt der Vergleich mit den folgenden Knospenbildungen ganz bestimmt, dass hier von Achselknospen der Vorblätter $\alpha\beta$ keine Rede sein kann.

Sehr interessant ist die dichotome Knospe in Fig. 3e, die in der Achsel des Blattes c des Grundrisses Fig. 3 sass. Der Vorblattquirl $\alpha\beta\gamma$ war ganz ebenso beschaffen, wie jener von Fig. 3a und 3h, also wie Fig. 3b und 3i ihn darstellt. Alle drei Vorblätter besassen hier ihre Achselknöspchen. Dann folgte ein zweiter alternirender Dreierquirl $\delta\varepsilon\varepsilon$, dessen nach hinten fallendes Blatt δ ein merkwürdiges Doppelblatt war, das in Fig. 3f von aussen (von der Rückseite), in Fig. 3g von innen (von der Blattoberseite) gezeichnet ist. Das Blatt ist zweispaltig, aussen zweikielig und innen mit zwei medianen Excrescenzflügeln, welche oberwärts in die nach innen gerollten Innenränder der Endlappen übergehen. So stellt sich das Doppelblatt dar, wenn wir es als ein zweispaltiges Blatt betrachten. Verständlicher wird es erst, wenn man es als Vereinigungsproduct

zweier Blätter betrachtet, welche mit den einander zugekehrten Rändern nach innen umgerollt und mit einem Streifen der Rückseite verwachsen sind. Beide Auffassungen sind berechtigt, denn wir haben ein echtes Doppelblatt vor uns, dessen Entwickelungsgeschichte wahrscheinlich der ersteren Auffassung entsprechen wird. Als ein Blatt betrachtet, entspricht dieses Doppelblatt dem einfachen Blatte δ in den einfachen Knospen Fig. 3a und 3b. Was sind aber die beiden Theilblätter? Ihnen gegenüber stehen am Grunde der nunmehr gebildeten Dichotomiezweige die Blätter $\varepsilon\varepsilon$, und mit den opponirten Blattpaaren $\delta\,\varepsilon$ alterniren auf den Dichotomiezweigen die folgenden Zweierquirle. Die Theilblätter im Doppelblatt δ sind offenbar identisch mit den Blättern $\delta\delta$ auf den Dichotomiezweigen in Fig. 2b, denn ihre Lage ist ganz dieselbe. Hier haben wir also den interessanten Fall, dass die Blätter $\varepsilon\varepsilon$ sowohl dem Dreierquirl der ganzen Knospe, als auch dem ersten Blattpaare der Theilknospen, und das Doppelblatt als Ganzes der Knospenachse vor der Theilung, dessen Theilblätter aber den Dichotomiezweigen zugehören. Denn dass hier keine zufällige Verwachsung zweier Blätter, sondern Bildung eines echten Doppelblattes stattgefunden hat, beweist die regelmässige Art der Vereinigung und die Excrescenzbildung, die ich ganz ebenso auch an echten Doppelblättern im weiblichen Blüthenstande der Hainbuche, an den Vereinigungsstellen sowohl des Vorblattes mit dem Deckblatt (im dreilappigen Hüllblatt), als auch zweier Deckblätter untereinander beobachtet habe[1]). Die Hainbuche liefert übrigens auch ein, überdies sehr bekanntes, Beispiel der Vereinigung von Blättern zweier verschiedener Achsengenerationen zu einem Tripelblatte, denn ein solches ist das dreilappige Hüllblatt der Frucht, welches aus der Vereinigung zweier Blüthenvorblätter mit dem Deckblatt hervorgeht. Dass die beiden symmetrischen Zweige, in welche die Achselknospe in Fig. 3e sich theilt, keine Achselsprosse der Vorblätter $\alpha\,\beta$ sind, ist hier ganz klar, da letztere hier besondere Achselknöspchen in den Blattachseln entwickelt haben. Auch das Doppelblatt δ ist das Resultat der Interferenz zweier Bildungskräfte; die erstere producirt noch ein hinteres Blatt im Dreierquirle der ungetheilten Knospe, die andere, welche zwei Knospen zu bilden

1) Darüber ist kürzlich eine Abhandlung in den Schriften der böhmischen Akademie, Bd. II, 1893 (mit deutschem Résumé) erschienen.

strebt, tritt aber gleichzeitig in Thätigkeit, bildet am selben Orte zwei Blätter des dichotomirenden Knospengipfels, beide Tendenzen hemmen sich und geben ein Mittelding, das Doppelblatt.

Von einer ganz ähnlichen Doppelknospe des Oelbaums hat Delpino in Fig. 73 seiner Tafel XI ein sehr schematisches Diagramm gegeben. Dasselbe unterscheidet sich von dem Diagramm meiner Fig. 3e nur dadurch, dass im zweiten Dreierquirl statt eines zweispaltigen Doppelblattes δ ein dreitheiliges Blatt gebildet war. Mit dieser Trichotomie des hinteren Blattes δ statt der Dichotomie dürfte es dieselbe Bewandtniss haben, wie mit der statt der Dichotomie vorkommenden Trichotomie der ganzen Knospe, von der im Folgenden noch die Rede sein wird.

Die Doppelknospe in der Achsel eines halb zweispaltigen Doppelblattes, welche sammt diesem in Fig. 9a im Grundriss, in Fig. 9b im Aufriss gezeichnet ist, zeigt wieder ein neues Phänomen. Sie ist in dem meisten Detail gleich gebaut wie die Doppelknospe in Fig. 2b. Sie dichotomirt ebenfalls gleich nach Bildung des Vorblattquirls und die Dichotomiezweige haben die gleiche Blattstellung; aber das vordere Vorblatt γ ist wie α und β ohne Achselknöspchen, und, was mehr Beachtung verdient, es ist zu einem verhältnissmässig grossen, zweispaltigen, bald über dem Grunde zweinervigen Doppelblatt herangewachsen. Was soll hier das Doppelblatt bedeuten? Was sind dies für Blätter, welche in ihm vereinigt sind? Man könnte an einen vierblätterigen Quirl denken, in den der Dreierquirl sich umzuwandeln anschickt; doch erinnern wir uns, dass in Fig. 3e das Blatt δ dedoublirt war und dass nun bereits an das Batt γ die Reihe gekommen ist. Dies legt den Gedanken nahe, dass im Doppelblatt γ ebenfalls zwei Blätter der beiden Dichotomiezweige enthalten sind, welche aber noch nicht die richtige Stellung vis à vis den Blättern $\alpha\beta$ erhalten haben.

Dies wird ganz plausibel gemacht durch die vergleichende Betrachtung der Achselsprosse der beiden bis zum Grunde getheilten opponirten Doppelblätter *BB'* in Fig. 10. Hier sehen wir nämlich zwei grössere Achselknospen nebeneinander (in Wirklichkeit waren sie, wie auch sonst, viel näher beisammen, als das Diagramm zeigt) und zwischen ihnen, aber ganz nach hinten stehend eine weit kleinere Knospe, die vorläufig unberücksichtigt bleiben mag. Die beiden Hauptknospen entsprechen offenbar den zwei collateralen Knospen,

die man sonst in den Achseln solcher Doppelblätter findet; jedoch sind ihre ersten Blattpaare $\alpha\gamma$ und $\beta\gamma$ nicht wie sonst in solchem Falle unter sich und mit der Hauptmediane parallel, sondern gegeneinander geneigt, γ und γ einander theilweise den Rücken zuwendend. Vergleichen wir die zwei Knospen mit der Doppelknospe Fig. 9/a, so sehen wir, dass die Stellung von $\alpha\beta$, $\delta\varepsilon$ u. s. w. ganz dieselbe ist, nur fehlt in Fig. 10 das Doppelblatt γ, dafür aber sind die Blätter $\alpha\beta$ durch Gegenblätter $\gamma\gamma$ zu zweizähligen Quirlen ergänzt.

Wenn wir die zuletzt besprochenen Knospen in eine Reihe zusammenstellen wollen, in welcher die Tendenz zur Bildung zweier Knospen oder zur Verdoppelung, ähnlich wie im Blatte, stetig zunimmt, so macht den Anfang Fig. 3e, wo diese Tendenz erst später, als schon das Blatt δ der einfachen Knospe gebildet werden soll, in Wirksamkeit tritt, so dass das Doppelblatt δ entsteht, dann kommt Fig. 2b, wo die Tendenz noch vor der Zeit der Anlage eines Blattes δ zur Dichotomirung drängt, dann Fig. 9a, wo die Tendenz bereits zur Zeit, wo der Vorblattquirl gebildet wird, ausgelöst wird, so dass gleichzeitig statt dem Dreierquirl zwei opponirte Blattpaare zweier Knospen angestrebt werden, was die Theilung des Vorblattes γ zur Folge hat. Endlich hat die Tendenz zur Bildung zweier Knospen in Fig. 10 völlig gesiegt; diese bilden sich getrennt schon zur Zeit der ersten Blattanlage, die Blätter $\alpha\beta$ gehören nicht mehr einem Quirl an, sondern beiden Theilknospen, und statt γ haben sich die Gegenblätter $\gamma\gamma$ gebildet.

Die Dichotomie der Knospe geht also so vor sich, dass ein Theil der Blätter und selbstverständlich auch deren Stengelglieder dem einen, der andere dem anderen Dichotomiezweige zufällt; wo aber ein Blatt in der Mediane liegt, muss es sich nach Art des Doppelblattes theilen und beiderseits einen Theil an die Dichotomiezweige abgeben, welche dann weitere Blattquirle erzeugen. Das ist keine beispiellose Erscheinung: an dichotom getheilten terminalen Cladodien, die nur aus Stengelgliedern ohne Blätter bestehen, habe ich feststellen können [1]), dass die eine Hälfte der Stengelglieder des ungetheilten Cladodiums dem einen, die andere dem anderen Dichotomiezweig zufällt, worauf jeder Zweig noch weitere Stengelglieder

1) S. die bereits citirte Abhandlung über diese Cladodien in den Schriften der böhm. Akademie.

bildet. Die echte dichotome Stammverzweigung, die von der blattachselständigen Verzweigung principiell verschieden ist, kommt bei den Phanerogamen überhaupt wohl nur als Abnormität vor. (Die dichotomen Verzweigungsformen, die Warming so schön bei verschiedenen Phanerogamen untersucht hat, sind ganz anderer Natur, es sind blosse Modificationen der axillären Verzweigung, welche die echte Dichotomie damit nachahmt, dass eine oberste Achselknospe mit dem überbleibenden Achsenscheitel gleich kräftig angelegt wird.) Bei den Kryptogamen, auch bei vielen vasculären (besonders Lycopodiaceen), ist aber die dichotome Stammverzweigung eine normale Erscheinung. Das Bemühen Prantl's, sie auf axilläre Verzweigung zurückzuführen, halte ich für verfehlt.

Noch blieb aber die mittlere Knospe x in Fig. 10 zu untersuchen. Sie besteht in der Achsel des Blattes B aus einem medianen und einem transversalen, zweizähligen Quirl; der gleichnamigen Knospe in der Achsel des Blattes B' fehlt aber das hintere Blatt des medianen Ouirls. Auch die Doppelknospe der Fig. 9 besitzt rückwärts noch ein Rudiment davon, nämlich nur ein vorderes (rückseits ausgehöhltes) Blättchen. Es lässt sich, wie ich glaube, diese Knospe x nicht anders verstehen, als wie ein Rest der einfachen, dem ganzen Blatte gemeinsamen Achselknospe, als Erzeugniss der specifischen Bildungstendenz, während die beiden lateralen Knospen ein Product der abnormen Variation sind. Es hat sich hier also statt der Dichotomie, die in Fig. 2b rein, aber erst nach dem gemeinsamen Vorblattquirl stattgefunden hat, eine Trichotomie gebildet. Die Vorblätter $\alpha\,\beta$, die eigentlich normal sind, gehören sowohl beiden Seitenzweigen, als auch der Totalknospe, welche mit dem mittleren Zweig endigt und auf welchem dann zunächst ein medianes Blattpaar folgt. Das dritte Vorblatt γ ist aber eine abnormale Zuthat, welche bei frühzeitiger Theilung der Knospe in die zwei Seitenknospen aufgeht. Deshalb, weil dieses Vorblatt die Theilung vorbereitet, habe ich auch schon die einfachen Knospen mit dem dreizähligen Vorblattquirl zu den Uebergangsknospen gerechnet.

In dieser Weise erklärt sich die Gesammtheit der abnormalen Erscheinungen, welche die Bildung der Doppelblätter begleiten, sehr schön durch die Annahme zweier concurrirenden Bildungskräfte; Thatsachen, welche ohne diese Annahme rein unverständlich bleiben müssten. Damit, glaube ich, ist diese Annahme auch vollkommen

gerechtfertigt, weil nur jene Hypothese, welche alle Thatsachen eines bestimmten Gebietes einfach und verständlich aus einem obersten Gesetz erklärt, Anspruch auf Geltung besitzt.

Das Studium der Doppelblätter hat nicht nur ein teratologisches Interesse, sondern auch für die Morphologie des Normalen keinen geringen Werth, weil es auf das in Blüthen so häufige und seiner Bedeutung und Ausdehnung nach strittige Dédoublement ein scharfes Licht wirft. Delpino hat schon ganz richtig erkannt, dass das letztere ein mit der Bildung der abnormalen Doppelblätter identischer Process ist. Freilich die Erklärung beider Processe — mittelst Theilung — war einseitig und mangelhaft, aber das Dédoublement in den Blüthen wird von den Morphologen ebenso einseitig als einfache Theilung ursprünglich einfacher Blätter aufgefasst. Aber auch das Dédoublement der Blüthenblätter, namentlich der Staubblätter, ist keine blosse Theilung, sondern Theilung und Vereinigung zugleich, denn es ist ebenfalls ein Product zweier concurrirender Tendenzen zur Setzung eines mehrzähligen und eines minderzähligen Quirls an gleicher Stelle. Die Stellung der dedoublirten, langen Staubgefässe der Cruciferen z. B. bedeutet ebensowohl einen vierzähligen Quirl, den die älteren Autoren, von unseren subtilen Distinctionen ungeplagt, in ihnen gesehen haben, jedoch mit paarweise genäherten und im Entstehungsmoment zu einem Primordium vereinigten Gliedern, als auch anderseits einen zweigliederigen Quirl, den die Neueren annehmen, mit zertheilten Gliedern. Der dedoublirte Staubblattquirl ist eben ein Erzeugniss der Resultirenden zweier Bildungskräfte, von denen die eine für sich allein wirksam den viergliederigen Quirl, die zweite einen zweigliederigen Quirl bilden würde, ganz nach dem Schema der Fig. 15. Die resultirende Bildungskraft hat ein paarweises Zusammenrücken und anfängliche Vereinigung der vier diagonal gestellten, von der einen Kraftcomponente erstrebten Staubblätter in der Mediane (nach dem Schema Fig. 13 für nur zwei Blätter im dreizähligen Quirle) oder gar eine dauernde Vereinigung im unteren Theile der Staubfäden (nach dem Schema 16), wie bei Vella, Sterigma etc., zur Folge; anderseits eine gewöhnlich bis zum Grunde reichende, bisweilen, in den letztgenannten Gattungen, minder tiefe Zweitheilung der zwei medianen Staubgefässe, welche die andere Kraftcomponente für sich allein wirkend setzen würde. Auch das kommt in der Cruciferenblüthe vor, dass nur eine Bildungs-

kraft zur Geltung kommt, nämlich die, welche den zweizähligen Quirl erzeugt (Arten von Lepidium und Senebiera, wo aber auch Uebergänge zum gewöhnlichen Verhalten vorkommen). Der vollkommene vierzählige Quirl kommt normal in keiner Gattung zur Geltung, dafür aber manchmal in abnormen Blüthen.

Doch besteht bei der eben erläuterten principiellen Uebereinstimmung zwischen der Bildung der abnormen Doppelblätter und dem normalen Dédoublement in den Blüthen ein zweifacher Unterschied. Erstens ist das Dédoublement in den Blüthen in jeder Gattung oder Art constant, von bestimmter Form, d. h. von einer constanten Kraftresultanten erzeugt, während es in den Abnormitäten äusserst mannigfaltig auftritt. In den Abnormitäten ist die specifische Bildungskraft constant, die Variationstendenz aber eine veränderliche Grösse, daher auch die Resultirende veränderlich. Im normalen Dédoublement aber ist die Resultirende erblich fixirt, eine constante Grösse, weil beide Bildungskräfte in einem constanten Verhältniss zu einander stehen. Wir müssen uns vorstellen, dass z. B. die Stammform (oder die Stammformen) der Cruciferen entweder einen zweizähligen oder einen vierzähligen oberen Staminalquirl besass (was noch zu untersuchen sein wird), dass dann als Variation die Bildung vierzähliger, resp. zweizähliger Quirle eintrat, oder wenigstens die Tendenz dazu sich entwickelte, welche anfänglich auch veränderlich war, wie in den Abnormitäten der Jetztzeit, welche aber mit der Zeit in einem bestimmten Grade sich vererbte, constant wurde und mit der ursprünglicheren Bildungskraft eine constante Resultirende ergab, die nun als specifische Bildungskraft im normalen Dédoublement fortwirkt. Beim normalen Dédoublement handelt es sich also um zwei constante Kräfte, eine ältere und eine jüngere, oder um eine constante, aus ihnen resultirende Kraft, obwohl die Variationen im inneren Staminalkreise von Lepidium zeigen, dass auch da theilweise noch keine absolute Constanz erreicht worden ist.

Ein zweiter Unterschied zwischen dem abnormalen und dem normalen Dédoublement in den Blüthen, der zwar nicht allgemein, doch meistens besteht und als Regel angenommen werden kann, ist folgender. Nachdem im Dédoublement zwei Bildungskräfte concurriren, so ist es von Wichtigkeit zu wissen, welche von ihnen die ältere, welche die jüngere ist, d. h. ob der mehrzählige oder minderzählige

Quirl der ursprünglichere ist. Für die abnormen Variationen, durch welche Doppelblätter erzeugt werden, hat dies keine Schwierigkeit; wir wissen, welches die normale, specifische, also ältere Tendenz ist, und welches die jüngere, neu aufgetretene Variationstendenz. Die abnormen Doppelblätter entstehen meistens bei Pflanzen mit opponirter Blattstellung, in den zweigliederigen Quirlen, und die abnorme Variation besteht in reinster Form in der Bildung dreizähliger oder vierzähliger Quirle. Auch beim Oleander, mit dreizähliger Quirlbildung, besteht die Variation nach Klein in der Bildung vierzähliger Quirle, also ebenfalls in der Vermehrung der Blätter eines Quirls. Der minderzählige Quirl ist in diesen Fällen die ältere, der mehrgliederige die jüngere Bildung.

Bei einer Hainbuche mit zum Theil fiederlappigen Blättern (var. heterophylla Hortul.) fand ich im Fruchtstande statt des normalen zweiblüthigen Dichasiums dreiblüthige Sprosse, mit drei Seitenblüthen und drei Fruchthüllen, dann aber auch solche Abnormitäten, worin ein Hüllblatt (Deckblatt mit Vorblättern) in einem Dichasium zweitheilig gebildet war und theilweise auch zwei axilläre Blüthen stützte. Das getheilte Hüllblatt war also ein Doppelblatt, welches auch als aus zwei Hüllblättern verwachsen betrachtet werden konnte. Es war also auch wieder, im Vergleich mit dem normalen Zustand, eine Vermehrung der Deckblätter und ihrer Achselblüthen, zwar nicht in einem vollkommenen Quirl, doch in einem quirlähnlichen Spiralcyklus eingetreten. Die Vermehrung der Blätter und Blüthen ist jedenfalls eine neu aufgetretene Variation, allein atavistischer Art, weil das Dichasium hier zweifelsohne aus einem mehrblüthigen Sprosse phylogenetisch reducirt worden ist.

Die Bildung mehrzähliger Laubblattquirle bei Pflanzen mit opponirten Blättern ist aber nicht atavistisch, denn es ist kein Grund zur Annahme, dass die zweizähligen Blattquirle einstens mehrzählig gewesen wären.

Seltener und mehr vereinzelt kommt es vor, dass in den abnormen Variationen die Gliederzahl des Quirls vermindert wird, so dass die etwaigen Doppelblätter den Uebergang aus Mehrzähligkeit der Blätter in Minderzähligkeit andeuten. Ob bei den nicht eben häufigen Pflanzen, deren Blätter zu mehreren im Quirle stehen, auch Reduction auf zweigliederige Quirle und dabei Doppelblattbildung vorkommt, ist mir nicht bekannt. Beim Oleander hat es

Klein nicht beobachtet. Wohl aber sah Jaenicke bei Weigelien, Klein beim Calycanthus (l. c. Tab. XV, Fig. 34, 35) an Stelle eines Paares opponirter Blätter ein zweispaltiges Blatt, oder anstatt eines Dreierquirls ein dreitheiliges Blatt. Ich selbst fand bei der erwähnten kultivirten Abart der Hainbuche Doppelblätter, die der Verwachsung der beiden dreilappigen Fruchthüllen des Dichasiums entsprachen, sodass der sonst dichasiale Blüthenspross nur ein Doppelblatt und eine Frucht trug; einmal war ein steriler Seitenspross der ganzen Traube anscheinend von einem zweispaltigen, am Grunde röhrenförmigen Doppelblatt beschlossen[1]). Bei Chrysanthemum indicum beobachtete ich einmal einen Zweig, der statt der gewöhnlichen zwei lateralen Vorblätter ein auf der Rückseite des Sprosses, dem Tragblatt gegenüber stehendes, ganz umfassendes Doppelblatt gebildet hatte, welches bis zu $^2/_3$ zweispaltig, auch vom Grunde an zweinervig und mit zwei collateralen Achselknospen versehen war. Dasselbe lässt sich einem adossirten zweinervigen und zweispaltigen monocotylen Vorblatt, z. B. der Vorspelze der Grasblüthe, vergleichen; denn auch ein solches Vorblatt ist ein Doppelblatt. Bei dem Chrysanthemum war die normale Blattstellung auch weiterhin gestört, denn während sonst ein drittes halbumfassendes Blatt dem zweiten lateralen Vorblatt ungefähr gegenüberfällt, folgte auf dem abnormalen Sprosse auf das adossirte Doppelblatt nach vorn ein ganz umfassendes, obwohl einfaches Blatt. In allen diesen Fällen waren die 2—3 Blätter eines Quirls oder Cyklus zusammengeschoben und in dieser Lage zu einem Doppelblatt (resp. Tripelblatt) vereinigt, welches den Uebergang von der Zweizähligkeit (resp. Dreizähligkeit) zur Einzahl bildet. Letztere war hier die jüngere, progressive Variation.

Das Dédoublement oder die Bildung der Doppelblätter kann also eine doppelte Bedeutung haben. Entweder bedeutet es den Uebergang zur Mehrzähligkeit oder zur Minderzähligkeit. Im ersteren Falle erscheint das Dédoublement im Hinblick auf den ursprünglich minderzähligen Quirl (oder Cyklus) als Spaltung oder Theilung der Blätter eines solchen Quirls, im anderen Falle als Verwachsung oder Vereinigung je zweier oder mehrerer Blätter des ursprünglicheren

---

1) Das Nähere hierüber in der bereits angezeigten Abhandlung in den Schriften der böhmischen Akademie.

mehrzähligen Quirls. Bisher hat man jedes Dédoublement als Theilungsvorgang angesehen; wo man aber einen Verwachsungsvorgang erkannte, hat man das Gegentheil des Dédoublement angenommen. Weil aber ein und dasselbe Doppelblatt den Uebergang zur Mehrzähligkeit wie zur Minderzähligkeit machen kann, so empfiehlt es sich, die Bildung der Doppelblätter in einem Quirl in beiden Fällen mit demselben Terminus zu bezeichnen, und zwar mit dem bereits in der Blüthenmorphologie eingebürgerten Terminus Dédoublement. Ich nenne aber das Dédoublement positiv, wenn es zur Mehrzähligkeit als der späteren Bildung hinführt, weil dabei eine wirkliche Verdoppelung stattfindet. Negativ aber ist das Dédoublement, welches beim Uebergange zur jüngeren Minderzähligkeit stattfindet, weil dabei die ursprünglichere Zahl der Glieder statt verdoppelt zu werden, vermindert wird. Delpino hat bereits diese Bezeichnungen angewendet, aber in einem anderen Sinne, wie ich es bereits oben referirt habe. In vielen Fällen wird sich zwar Delpino's Bezeichnungsweise mit der meinigen decken; bei Lonicera periclymenum z. B. ist das Dédoublement in den abnormen Variationen positiv in meinem Sinne, weil dort die Minderzahl (Zweizahl) ursprünglicher, älter ist, aber auch in Delpino's Sinne ist es positiv, weil dort die Sprosse in der Regel mit zweizähligen Quirlen beginnen, dann Doppelblattquirle und zuletzt mehrzählige Quirle folgen. Wenn aber der Spross überhaupt nur einen Quirl oder Cyklus bildet, worin Doppelblätter auftreten, wie in den Dichasien der Hainbuche, so fehlt jeder Anhaltspunkt zur Bestimmung, ob positiv oder negativ in Delpino's Sinne. Ueberhaupt ist eine solche Unterscheidung im ontogenetischen Sinne unwichtig; weit wichtiger und nothwendiger ist sie im Sinne der Phylogenie, mit Rücksicht darauf, welche Bildungskraft älter und welche jünger ist.

Das abnormale Dédoublement ist meistens positiv, wie wir sahen, nur selten negativ. Als Beispiel eines abnormalen positiven Dédoublements führe ich noch jene Blüthe von Morina persica an, welche ich in Engler's Jahrb. XVII (1893), Taf. IX, Fig. 1 abgebildet habe, und von welcher Fig. 11 der hier beigegebenen Taf. III ein Diagramm darstellt. Von den beiden Vorblättern der Blüthe ist nur das rechte *v'* wirklich entwickelt, und zwar zweispaltig. Der Hüllkelch besteht aus einem medianen dimeren Quirl *aa*, dessen hinteres Blatt *a'* zweispaltig, also dédoublirt ist, und einem lateralen,

weniger stark entwickelten Quirl *bb*. Das Dédoublement des einen Vorblattes bedeutet einen Ansatz zu einem trimeren Vorblattquirl, weil der seitliche Blüthenspross die Neigung erhalten hat, die dreizählige Quirlbildung am Stengel zu wiederholen, und diese Neigung hat sich noch in den ersten Hüllkelchquirl fortgepflanzt, sodass der ganze Hüllkelch einen Ansatz zur Fünfzähligkeit macht. Der in dieser Weise fünfzählige Hüllkelch würde mit dem fünfzähligen Kelche alterniren, wenn dessen ursprünglich hinteres, jedoch normal ablastirtes Glied ausgebildet wäre. Weil die normale Zweizähligkeit des Vorblattkreises und der Hüllblattquirle die ursprünglichere ist, so ist auch das Dédoublement hier positiv. Ich erwähne das hier, weil ich in dem citirten Aufsatz über Morina darauf nicht eingehen konnte. Positiv ist auch das Dédoublement in abnorm gefüllten Blüthen, in denen eine Vermehrung der Blumenblätter stattfindet.

Es frägt sich aber, ob auch das Dédoublement in den normalen Blüthenkreisen positiv, oder negativ, oder beides sein kann. Hauptsächlich handelt es sich um das Dédoublement in den Staminalkreisen, welches man allgemein als positiv annimmt, weil man glaubt, dass ursprünglich einfache Staubblätter getheilt worden sind, indem man sich auf die Anlage der dédoublirten Staubblätter mit einem Primordium beruft. Die Ontogenie kann aber in dieser Sache nichts entscheiden, weil es sich hierbei um eine phylogenetische Frage handelt. Wenn auch jetzt, in Folge der jüngeren Tendenz zur Dimerie, die dédoublirten Staubgefässe der Cruciferen aus einem Primordium hervorgehen, so können sie doch in der Stammform der Kreuzblüthe aus zwei getrennten Anlagen sich gebildet und einem vierzähligen Quirl angehört haben.

Ich habe die Ueberzeugung, dass das normale Dédoublement in den Blüthen in den meisten Fällen, wenn nicht immer, negativ ist. Der phylogenetische Entwickelungsgang der Blüthen ist durch häufige Reductionen charakterisirt, wobei pleiomere Formen in oligomere übergingen. Namentlich das Androeceum war ursprünglich reichgliederig, ist aber allermeist auf zwei Kreise von gleicher Gliederzahl mit dem Perigon oder der Krone reducirt, fernerhin sind oft noch die Kreise oligomer geworden.

In den Perianthkreisen ist manchmal das negative Dédoublement noch sehr deutlich, und hier auch schon von Eichler erkannt

worden, obwohl nicht als Dédoublement, sondern als Verwachsung. Dahin gehört z. B. das obere Kronblatt der Veronicablüthe, welches, manchmal noch zweispaltig, aus der Vereinigung zweier Petalen der pentameren Corolle hervorging, als diese in Tetramerie überging, wie auch das obere Kronblatt von Reseda luteola, dessen gleicher Ursprung noch an der zweilappigen Form und an den zwei Hauptnerven kenntlich ist. Die ungewöhnliche Stellung dieser tetrameren Corollen, sowie der Kelche, und der Vergleich mit Verwandten hat hier auf die richtige Spur geleitet.

Schwieriger war die Art des Dédoublements der Staubblätter richtig zu beurtheilen, man nahm es aber ohne Weiteres als positiv. Zufolge der obigen phylogenetischen Reflexion ist aber die grösste Wahrscheinlichkeit die, dass auch dieses Dédoublement negativ ist. So war z. B. der erste oder, nach stattgehabter Reduction, einzige Staminalkreis der Alismaceen ursprünglich sechszählig. Das negative Dédoublement besteht hier nur im paarweisen Zusammenrücken, so dass die drei Paare, drei einzelnen Staubblättern sich nährend, mit den Kronblättern alterniren. Die Blüthe der ältesten Cruciferen oder ihrer Vorfahren war in allen Kreisen vierzählig; im Kelche der tetramere Kreis, wie es für tetramere Blüthen Regel ist, durch zwei dimere alternirende Quirle ersetzt. Die vollkommene Tetramerie kommt bisweilen noch in Abnormitäten von atavistischem Werthe zur Entwickelung; der vierzählige Carpidenkreis kommt noch bei Tetrapoma und Holargidium, zwei allerdings jetzt eingezogenen Gattungen, normal zur Ausbildung. Die Corolle blieb auch tetramer, die drei Sexualkreise sind aber mehr oder minder vollständig in Dimerie übergegangen, und zwar nach dem Reductionsgesetze consecutiver alternirender Kreise[1]). Im äusseren Staminalkreise schwanden die medianen Staubblätter, es blieben die lateralen, welche über den zweitvorausgehenden Kreis der inneren Kelchblätter, nach dem Alternationsgesetze, fallen; die vier Staubgefässe des inneren Kreises rückten paarweise zusammen oder vereinigten sich sogar am Grunde (Doppelblätter), im Gynaeceum endlich schwanden die medianen Carpiden und blieben nur die lateralen.

Ich habe über das Dédoublement in Blüthen in dem dargelegten Sinne eine vergleichende Studie zur Publicirung vorbereitet[2]), worin

---

1) Ueber dieses Gesetz siehe Engler's Jahrb. XVII (1893), S. 414.

2) Die Abhandlung ist bereits in der Classensitzung der böhm. Gesellsch. d. Wiss. vom 26. Jan. d. J. vorgelegt worden.

ich unter Anderem auch zeigen werde, dass das seriale Dédoublement als gruppenweise Zusammenziehung mehrerer Kreise in einen oder zwei Kreise aufgefasst werden muss.

Das Studium der abnormen Doppelblätter ist somit vor Allem geeignet, den Schlüssel zum Verständnis des normalen Dédoublements in den Blüthen zu liefern, den die Entwickelungsgeschichte uns an die Hand zu geben nicht im Stande ist. Denn die Entwickelungsgeschichte zeigt nur, wie und woraus die dédoublirten Glieder in der gegenwärtigen Entwickelung sich bilden, nicht aber, woraus sie phylogenetisch geworden sind. In den Abnormitäten aber wiederholen sich noch heutzutage ähnliche Variationen, wie die waren, durch welche das Gewordene so geworden ist, wie es eben ist. Die Phylogenie ist uns unbekannt, wir sind hier auf Vermuthungen angewiesen, aber die Vermuthungen werden nahezu zur Gewissheit, wenn wir dieselben Bildungen, die im Normalen starr vor uns liegen, in der Abnormität nochmals entstehen sehen, und zwar nicht abgerissen, sondern in solchen zusammenhängenden Reihen, welche bequem und exact verglichen und studirt werden können. Viele Abnormitäten haben überdies atavistischen Werth und sind dann für die Morphologie um so lehrreicher. Die Beschränkung der Aufgaben der Teratologie auf eine einzige, nämlich „die Bedingungen des Zustandekommens der Missbildungen zu erklären," welche Göbel ihr imputirt und welche Klein mit seiner Zustimmung begleitet, ist daher gewiss nicht gerechtfertigt. Die Erforschung der Bedingungen, unter welchen die Abnormitäten entstehen, ist zwar auch eine dankbare Aufgabe, doch scheint mir, dass die Versuche zu ihrer Lösung bisher geringen Erfolg hatten; aber eine zweite, noch wichtigere und noch lange nicht antiquirte Aufgabe der Teratologie ist die, aus diesen „Offenbarungen der Natur" über das Wesen der normalen Thatsachen und Vorgänge Aufschlüsse zu gewinnen, welche ihnen die Entwickelungsgeschichte, die andere Aufgaben hat, „mit Hebeln und Schrauben nicht abzwingt". Und diese Aufgabe ist schon mehrfach gelöst worden, wozu, wie ich hoffe, das Studium der Doppelblätter, dessen Resultate ich hier mitgetheilt habe, einen neuen Beitrag liefern wird.

Um noch einmal zum Schluss diese Hauptresultate zusammenzufassen, so sind es folgende:

1. Die Quirle, in denen Dédoublement, d. i. der Vorgang der

Bildung von Doppelblättern, stattfindet, nehmen eine Mittelstellung zwischen mehr- und minderzähligen Quirlen ein.

2. Diese Mittelstellung ist nur verständlich als das Ergebniss des Zusammenwirkens zweier ungleich alten Tendenzen oder Bildungskräfte, welche an derselben Stelle einen mehr- und einen minderzähligen Quirl zu bilden streben.

3. Das öfter bestrittene „congenitale Dédoublement" besteht wirklich, d. h. die paarweise oder gruppenweise Annäherung der Glieder eines Kreises an Stelle einzelner Glieder bedeutet ebenfalls eine Uebergangstufe zwischen einem mehrzähligen und einem minderzähligen Quirl.

4. Es giebt ein positives und ein negatives Dédoublement, je nachdem der Uebergang aus ursprünglicher Minderzähligkeit in Mehrzähligkeit oder umgekehrt stattfindet.

5. In den Abnormitäten ist das Dédoublement meist positiv, seltener negativ.

6. Wegen dieser doppelten Möglichkeit darf nicht ohne Weiteres angenommen werden, dass das normale Dédoublement in den Blüthen positiv sein müsse. Es bedarf einer weiteren Prüfung, ob es positiv oder negativ ist, welche zu Gunsten der zweiten Alternative ausfallen wird.

Erklärung der Tafeln.

Alle Figuren ausser Fig. 11 zu Lonicera periclymenum L.

Tafel I.

Fig. 1. Zweig mit Doppelblättern; *aceg* supraponirte Quirle einfacher Blätter; *bb'* ein Paar zweispaltiger Blätter; *dd' ff' hh'* Quirle, in welchen die vornstehenden supraponirten Blätter *dfh* zweispaltig, die hintenstehenden *d' f' h'* einfach sind.

Fig. 2. Diagramm eines Sprosses, dessen vordere Blattreihe verschieden gespaltene bis zweitheilige Blätter *cegi* enthält; *a* eines der vorausgehenden einfachen Blätter dieser Reihe; *a'—i'* die den Blättern *a—i* opponirten, sämmtlich einfachen Blätter.

Fig. 2a. Blatt *c* aus dem vorhergehenden Diagramm, nur schwach seitlich ausgerandet, mit seinem Achselsprosse; αβγδε wie in folgender Fig. 2/b.

Fig. 2b. Durchschnitt durch Blatt *c*, dessen Achselspross, Hauptachse *A* und das opponirte Blatt *c'* sammt Achselknospe. αβγ drei am Grunde verwachsene quirlständige Vorblätter des Achselsprosses von *c*; δ die hinteren, ε die vorderen Vorblätter der beiden Gabelsprosse; hinter γ eine kleine Achselknospe.

Fig. 2c. Ungleich zweispaltiges, kleines Blatt *e* aus Fig. 2 mit zwei Achselknospen.

Fig. 2d. Zweitheiliges Doppelblatt *g* aus Fig. 2 mit zwei Achselknospen.

Fig. 2e. Zweispaltiges Doppelblatt *i* aus Fig. 2 mit einer Achselknospe.

Tafel II.

Fig. 3. Diagramm eines Sprosses, der in den Quirlen *aa'*, *cc'* mit Doppelblättern beginnt und oberwärts in alternirende, dreizählige Quirle übergeht; *eee'* ein unvollkommener Dreierquirl, da die Blätter *ee* nahe beieinander statt eines opponirten Blattes stehen und etwas höher gerückt sind als *e'*; *ff'f'* ein ebensolcher Uebergangsquirl, der mit *eee'* möglichst alternirt.

Fig. 3a. Diagramm von Blatt *a* (aus Fig. 3) und seiner Achselknospe; deren Blätter in alternirenden, dreizähligen Quirlen; αβγ erster, δεε zweiter Quirl.

Fig. 3b. Dieselbe Achselknospe, deren Blätter αβγ am Grunde verwachsen, von vorn.

Fig. 3c. Der zweite Quirl δεε aus derselben Achselknospe von vorn, dessen Blätter noch höher hinauf verwachsen.

Fig. 3d. Diagramm von *a'* und Achselknospe; αβ Vorblätter der Achselknospe als erster Quirl, δε zweiter zweizähliger Quirl, jedoch ε wie in einem Dreierquirl gestellt, ζζζ und folgende Quirle dreizählig, alternirend.

Fig. 3e. Diagramm der Achselknospe von Blatt *c*; dieselbe beginnt mit dem dreizähligen Quirl der Blätter αβγ, deren jedes ein kleines Achselknöspchen birgt;

dann erfolgt eine dichotome Theilung der Knospe: δ ein rückwärtiges Doppelblatt, wovon jeder Theilknospe die Hälfte gehört: εε die diesen Theilblättern opponirten Blätter. Zugleich haben die Blätter δεε die Lage eines zweiten alternirenden Dreierquirls der Hauptknospe.

Fig. 3f. Das Doppelblatt δ von der (zur Hauptachse schauenden) Rückseite.

Fig. 3g. Dasselbe von der Innenseite.

Fig. 3h. Diagramm der Achselknospe von Blatt c'; αβγ erster Quirl; δεε zweiter alternirender Dreierquirl; ζζ zweizähliger, unvollständiger Quirl aus zwei rückwärts genäherten Blättern, als Uebergang zu den nachfolgenden alternirenden, vierzähligen Quirlen.

Fig. 3i. Dasselbe Blatt c' mit seiner Achselknospe.

Fig. 3k. Die Achselknospe von hinten.

Fig. 3l. Dieselbe nach Entfernung der äussersten Blätter αβγ, deren Achselknöspchen zu sehen sind, von vorn.

Fig. 4. Diagramm eines Sprosses, von dessen vier Blätterreihen nur eine aus Doppelblättern *bb*, *d*, *f* besteht; nach dem einfachen Blattpaare *gg* folgen noch zwei alternirende Dreierquirle.

Fig. 4a. Doppelblatt *bb*, bis zur Basis getheilt, mit zwei Achselknospen.

Fig. 4b. Schwach ausgerandetes Doppelblatt *d* mit einer drei Vorblätter besitzenden Achselknospe.

Fig. 4c. Ziemlich tief getheiltes Doppelblatt *f* mit zwei Achselknospen.

Fig. 5. Diagramm eines Sprosses, dessen vordere Blattzeile nach dem einfachen Blatte *a* aus Doppelblättern *cc*, *e* besteht; im oberen Sprosstheile alterniren die lateralen, zweizähligen Quirle *f h k* mit dreizähligen Quirlen *g i*.

Tafel III.

Fig. 6. Diagramm eines oberen Sprosstheils; *aa*, *cc* tief zur Basis getheilte Doppelblätter, $a'\,c'$ gespaltene Doppelblätter; $dd'd'$ ein dreizähliger Quirl, dessen Blätter $d'd'$ als zweispaltige Doppelblätter gebildet, *eee* ein mit dem vorhergehenden alternirender Dreierquirl einfacher Blätter.

Fig. 7. Diagramm eines Sprosses, der erst opponirte Blätter, dann zahlreiche vierzählige Blattquirle trägt; *b* ein bis zum Grunde getheiltes Doppelblatt mit zwei Achselknospen, b' ein kurz zweilappiges Blatt mit einer dreizählig beginnenden Achselknospe; der Viererquirl *d* unvollkommen, aus zwei opponirten, etwas ungleich hoch stehenden Blattpaaren *dd* und $d'd'$; der folgende alternirende Viererquirl *e* auch noch etwas gestört (distrahirt), die folgenden vierzähligen Quirle regelmässig und normal alternirend.

Fig. 7a. Blatt b' mit seiner Achselknospe.

Fig. 8. Ein ähnlich gebauter Zweig, oben mit vierzähligen Blattquirlen; bb' ein Paar opponirter Doppelblätter, *d* erster Viererquirl, aus noch paarweise etwas genäherten Blättern, *ef* ganz regelmässige, alternirende Quirle; *g* oberster Quirl als Hülle der Inflorescenz.

Fig. 9. Achselspross eines Doppelblattes *B*, mit dreizähligem ersten Quirl, dessen vorderes Blatt γ grösser und als Doppelblatt entwickelt, δ ε erstes Blattpaar der beiden Theilknospen, *x* ein kleines, rückseitiges Blättchen.

Fig. 9a. Diagramm dieses Achselsprosses; *A* die Hauptachse.

Fig. 9b. Blatt *B* mit demselben Achselspross; die Theilknospen künstlich ausgebreitet.

Fig. 10. Diagramm zweier opponirten, tief getheilten Doppelblätter *BB'* mit ihren Achselknospen. Diese bestehen aus einer kleinen, rückseitigen, mittleren Theilknospe *x* und zwei seitlichen, grösseren Theilknospen; deren erstes Blattpaar α γ und β γ; das zweite Blattpaar jeder Theilknospe δ ε.

Fig. 11. Diagramm eines abnormen Blüthensprosses in der Achsel des Stengelblattes *B* von Morina persica (s. Engler's Jahrb. XVII, Taf. IX, Fig. 8); *v* unterdrücktes, *v'* zweitheiliges Vorblatt, *aa'*, *bb* Blattpaare, die den Hüllkelch der Blüthe bilden, davon *a'* zweitheilig.

Fig. 12—16. Schemata, welche das Dédoublement und die Bildung von Doppelblättern als Resultat zweier Bildungskräfte darstellen. In Fig. 12—14 Concurrenz des Dreierquirls *a b c* mit dem Zweierquirl *a d*; in Fig. 15, 16 Concurrenz des Viererquirls *a b c d* mit dem Zweierquirl *e f*. Das Nähere im Text.



Ueber Quellungserscheinungen an den Teleutosporenstielen von Uredineen.

Von

P. Dietel.

Mit Tafel IV.

Unter den bis jetzt bekannten Uredineen giebt es eine Anzahl von Arten, bei denen die Stiele der Teleutosporen eigenthümliche Quellungserscheinungen zeigen, sobald sie von Wasser benetzt werden. Die auffallendsten der hierher gehörigen Fälle sind theils mehr, theils weniger ausführlich beschrieben worden, von anderen Arten sind diese Erscheinungen zwar allgemein, aber nur sehr oberflächlich bekannt, bei noch anderen endlich scheinen sie überhaupt noch nicht beachtet worden zu sein.

Einige dieser Fälle hat Dr. G. Winter vor der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig am 9. November 1886 besprochen. Der gedruckte Sitzungsbericht enthält darüber folgende Angabe: „Der Herr Vortragende bespricht hierauf noch eine bei manchen exotischen Uredineen (Rostpilzen) vorkommende Erscheinung, die ebenfalls nicht anders, denn als Anpassungserscheinung gedeutet werden kann, obgleich der Zweck derselben noch nicht klar ist. Die Sporen mancher Uredineen besitzen nämlich entweder eine im Wasser starker Quellung fähige Aussenmembran resp. Membranschicht, oder die Spore wird von einem Stiele getragen, der bald an seinem oberen Ende, bald in seinem Verlaufe eine stark quellungsfähige Schicht besitzt. So ist es bei einer brasilianischen Puccinia (P. insueta), bei welcher der Sporenstiel seitlich der Spore ansitzt und an seiner Anheftungs-

stelle mit einer in Wasser fast zur Kugelform aufquellenden Partie versehen ist, während der untere Stieltheil wie gewöhnlich cylindrisch ist. Bei Puccinia Lycii und afra vom Cap der guten Hoffnung findet sich eine stark aufquellende Partie nahe der Mitte in der oberen Hälfte des Stieles. Bei der nordamerikanischen Puccinia Amorphae ist die ganze Spore, sobald sie in Wasser gebracht wird, von einer weiten, farblosen Hülle umgeben, die im trockenen Zustande nicht sichtbar ist."

Zwei andere in Nordamerika auf Lycium vorkommende Arten, die Peck als Puccinia tumidipes und Puccinia globosipes beschrieben hat, zeigen ein ähnliches Verhalten. Ferner hat P. Magnus in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (1891, p. 91—96) die auffallendste der bisher bekannt gewordenen derartigen Erscheinungen bei dem von ihm als neue Art beschriebenen, nachmals zur Gattung Uropyxis gestellten Diorchidium Steudneri beschrieben und eingehend erörtert sowie (p. 192) nochmals auf das Verhalten von Puccinia insueta hingewiesen. Endlich habe ich selbst über das Aufquellen der Teleutosporenstiele von Uromyces Ipomeae (Thüm.) in den Mittheilungen des Botan. Vereins für Gesammtthüringen (1890, p. 24) einige Angaben gemacht. — Es ist ausserdem allgemein bekannt, dass bei gewissen Arten der Gattung Phragmidium die Sporenstiele in ihrem unteren Theile in Wasser so stark anschwellen, dass oft die Aussenmembran gesprengt wird. Damit ist aber, wie wir sehen werden, die Liste der hier zu erwähnenden Arten bei Weitem nicht erschöpft, und eine möglichst umfassende Behandlung derselben schien nicht nur von biologischem Interesse zu sein, sondern auch auf einige Fragen der Morphologie und Systematik neues Licht zu werfen.

Wir betrachten zuerst die Gattung Phragmidium. Die Stiele der Teleutosporen besitzen hier folgenden Bau. An ihrer ganzen Oberfläche sind sie von einer dünnen Haut von überall gleicher Dicke überzogen. Diese ist, wie ich schon früher (Flora 1891, S. 142) angegeben habe, lediglich die Fortsetzung des Exosporiums auf den Stiel hin. Diesen bei allen Arten mit stark quellungsfähigen Sporenstielen leicht erkennbaren Membrantheil bezeichnet Magnus (Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1891, S. 95) als Cuticula, späterhin (ebenda, S. 320) als cuticulaähnlich. Ich habe bei verschiedenen daraufhin untersuchten Arten durch Chlorzinkjod keine

Gelbfärbung erzielt und werde daher die Bezeichnung Cuticula nicht anwenden. Innerhalb dieser dünnen Hülle befindet sich die quellungsfähige Substanz, bei den meisten Arten von Phragmidium den Stiel bis auf ein geringes Lumen in der unteren Stielhälfte ganz ausfüllend. Um diesen basalen Hohlraum herum ist eine dünne Schicht dieser Innenmembran deutlich verdichtet und diese dichtere Substanz zieht sich häufig als ein centraler Strang auch durch die obere Stielhälfte hindurch. —

Betrachtet man trocken oder in absolutem Alkohol bei hinreichend starker Vergrösserung eine Teleutospore von Phragmidium Rubi Idaei (Pers.), so beobachtet man Folgendes: Der ziemlich lange Stiel ist nach unten hin schwach keulig angeschwollen. An diesem verdickten Theile ist die Oberfläche der Stielmembran unregelmässig höckerig und faltig, an der oberen Stielhälfte ist sie dagegen deutlich seilartig gewunden (vergl. Fig. 1a). Die Richtung der spiraligen Riefen oder Falten der Membranoberfläche ist bei allen Stielen, auch bei anderen Arten von Phragmidium, ausnahmslos dieselbe, nämlich eine rechtsläufige. Sobald man Wasser hinzutreten lässt, erfolgt im Augenblicke der Benetzung eine lebhafte Bewegung der Stiele. Dieselbe ist von doppelter Art, nämlich eine Streckung und eine Drehung. Bei einer Spore betrug beispielsweise die Stielbreite ursprünglich in der oberen Hälfte 9 μ, an der breitesten Stelle in der unteren Hälfte 12 μ, die Länge war gleich 92 μ. Unmittelbar nach der Benetzung waren die entsprechenden Dimensionen 12, resp. 18,5 μ für die Breite und 124 μ für die Länge. Es erfolgt sonach eine plötzliche Verlängerung des Stieles um etwa ein Drittel der ursprünglichen Länge. Trotz der erheblichen Oberflächenvergrösserung, die mit diesem Vorgange verknüpft ist, reisst bei Phragmidium Rubi Idaei die dünne Aussenmembran nicht durch, wenigstens nicht augenblicklich. Erst nach längerem Liegen in Wasser, das noch eine langsame Nachquellung bewirkt, wird sie nicht selten über dem unteren Ende gesprengt. Stärker als bei dieser Art ist die Anschwellung der unteren Stielhälfte bei Phr. subcorticium (Schrnk.) und dementsprechend auch die Quellung dieses Theiles, so dass die Membran in der unteren Hälfte fast stets gesprengt wird. Dabei bekommt die Aussenmembran nicht einen einfachen Riss, sondern sie wird meist in eine Anzahl winziger Schollen aufgelöst.

Noch auffallender als die Streckung ist die plötzliche Drehung

der Stiele um ihre Achse, die eintritt, sobald dieselben von Wasser benetzt werden. Dieselbe erfolgt stets so, dass für ein vom Scheitel der Spore nach dem Stiele hinblickendes Auge das untere Ende im Sinne der Uhrzeigerbewegung gedreht wird, d. i. also der im oberen Stieltheile bemerkten Torsion entgegengesetzt. Das freie Stielende dreht sich dabei ein- bis zweimal im Kreise herum. Die vorher beobachteten Spiralfalten sind nach dieser Drehung verschwunden und die Stieloberfläche ist nun in der oberen Hälfte vollkommen glatt. Der verdickte untere Theil, der vorher unregelmässig höckerig erschien, zeigt nunmehr auf seiner Oberfläche spiralig verlaufende Falten, deren Richtung dem Sinne der stattgehabten Drehung entspricht, also linksläufig ist (Fig. 1b). Diese Falten sind natürlich nur dann deutlich sichtbar, wenn die äussere Membran nicht gesprengt wurde.

Dieselbe Erscheinung, die hier für Phragmidium Rubi Idaei beschrieben wurde, und ein ganz ähnlicher Bau der Stiele ist noch zu beobachten an Phragmidium Rubi (Pers.), Phr. subcorticium (Schrnk.), Phr. Rosae alpinae (DC.) und Phr. Barclayi Dietel. Bei Phr. Rosae alpinae treten die Spiralen weniger scharf hervor als bei den anderen der genannten Arten, sind aber gleichwohl leicht zu beobachten. Phr. Barclayi ist durch besonders starke Quellbarkeit ausgezeichnet, die Stiele verlängern sich hier um $^3/_5$ ihrer ursprünglichen Länge, beispielsweise von 102 auf 161 μ. Bei Phr. violaceum (Schultz) ist an den trockenen Stielen keine Spiralstreifung der Oberfläche wahrnehmbar. Dementsprechend besteht die Quellungserscheinung hier meist nur in einer langsamen Streckung um $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Stiellänge, nur mitunter ist eine geringe Drehung des unteren Stielendes um weniger als 180° bemerkbar. Auch den übrigen Arten der Gattung Phragmidium, soweit sie untersucht wurden, fehlen die spiraligen Falten der Stieloberfläche, und die Durchdringung mit Wasser ruft lediglich eine Streckung in die Länge (und Dicke), aber keine Drehung hervor. Bei Phr. Sanguisorbae (DC.) verlängern sich die ziemlich kurzen Stiele um etwa die Hälfte der ursprünglichen Länge, bei Phr. Fragariae (DC.) beträgt die Verlängerung $^1/_3$, bei dem sehr langgestielten Phr. speciosum (Fr.) $^1/_6$ bis $^1/_5$, bei Phr. Potentillae (Pers.) $^1/_9$ bis $^1/_6$, bei Phr. obtusum (Strauss) nur $^1/_{10}$ der anfänglichen Länge.

Um die biologische Bedeutung der beschriebenen Quellungs-

erscheinungen, insbesondere der Stieldrehung festzustellen, war es nöthig, die Entstehung jener Spiralfalten an frischem Material zu ermitteln. Es wurde zu diesen Beobachtungen Phragmidium subcorticium benutzt. Entnimmt man frischen Rosenblättern die Sporen eines möglichst jungen Lagers, so erweisen sich die Stiele bei mikroskopischer Untersuchung in ihrem oberen Theile als nicht tordirt, glatt, die dickere, untere Hälfte ist unregelmässig runzelig oder glatt. Aber schon nach kurzer Zeit treten die Spiralfalten der oberen Stielhälfte hervor, bei manchen Sporen — vielleicht den ältesten — schon vor Ablauf einer Minute. Wenn man gleich von vornherein solche gedrehte Stiele neben glatten bemerkt, so waren die betreffenden Sporen wahrscheinlich schon vor der Entnahme von der Nährpflanze losgelöst. Während der Entstehung jener Falten erleidet der Stiel eine messbare Verkürzung und es dreht sich dabei entweder der Stiel oder die Spore, je nachdem diese oder jener dem Objectträger fester aufliegt. Die Drehung erfolgt langsam und lässt sich nur durch genaue Beobachtung des Umrisses der Spore oder des Stieles verfolgen. Man bemerkt alsdann, dass die an der Peripherie des Sporenbildes befindlichen Unebenheiten ihre Lage allmählich ändern. Man kann aber diese Veränderung auch schnell erfolgen lassen durch eine plötzliche Wasserentziehung vermittelst absoluten Alkohols.

Wir gelangen hiernach zu folgender Vorstellung über den ganzen Vorgang. Wenn nach Eintritt der Sporenreife in den kurz vorher gebildeten Sporenstielen[1]) die sehr wasserreiche, innere Partie langsam austrocknet, so tritt an ihnen die beschriebene Torsion ein. Man wird annehmen dürfen, dass bei den ersten sich in einem Lager erhebenden Teleutosporen die Sporen selbst dadurch eine Drehung erleiden, während die Stiele mit ihrer Basis zwischen die Anlagen jüngerer Sporen eingekeilt sind. Wird aber der Sporenrasen dichter, so hindern die einander berührenden benachbarten Sporen sich gegenseitig an der Drehung[2]), es dreht sich in Folge dessen der Stiel,

---

1) Es sei auch hier darauf hingewiesen, dass bei Phragmidium der Stiel erst dann sich bildet, wenn die Ausbildung der Spore im Uebrigen bereits vollendet ist.

2) Es ist vielleicht nicht zufällig, dass alle Arten mit tordirenden Stielen ein warziges Exospor haben, am schwächsten Phragmidium Barclayi, die nicht tordirenden der Mehrzahl nach ein glattes.

und zwar am stärksten das untere Ende desselben, und die weitere Folge davon ist eine Loslösung der Spore von ihrem Nährsubstrate. Diese Lostrennung erfolgt an einer vorher genau dazu bestimmten Stelle geringsten Widerstandes, die dadurch geschaffen ist, dass unterhalb der keulenförmigen Stielanschwellung der plasmatische Inhalt der Stielhöhlung sich gegen denjenigen der Hyphe deutlich abgrenzt.

Nach diesen Ausführungen würde also zu erwarten sein, dass die völlig ausgereiften Sporen, deren Stiele durch Austrocknung wenigstens einen Theil ihres Wassers verloren haben, nicht mehr an der Nährpflanze befestigt sind. Und dem ist in der That so. Durch Querschnitte durch ein mit Sporenlagern besetztes Blatt lässt sich freilich wenig feststellen, denn man kann dagegen anführen, dass das schneidende Messer die Lostrennung der Sporenstiele verursacht habe. Aber man betrachte bei schwacher mikroskopischer Vergrösserung die auf einem Blatte in möglichst üppiger Entwickelung vorhandenen, also nicht zu jungen Sporenlager einer der oben genannten Arten, so wird man ohne Weiteres die Richtigkeit der gezogenen Folgerung erkennen. Wirr und unregelmässig liegen da die Sporen durcheinander, die einen in wagerechter Lage über den Scheiteln der anderen, andere wieder schräg, aber auch sie mit dem unteren Stielende nicht zwischen den noch angewachsenen Sporen befindlich. Nicht wenige mögen ferner schon vom Blatte losgelöst sein, werden aber noch in aufrechter Stellung mit ihren Stielen zwischen jüngeren Sporen festgehalten, viele endlich werden gewiss auch bereits abgefallen sein. Dass aber ein grosser Theil der bereits losgelösten Sporen, wie der Augenschein lehrt, gleichwohl an den Blättern haften bleibt, hat zum Theil seinen Grund darin, dass, wie schon erwähnt, die zuletzt gereiften Sporen noch mit der Stielbasis zwischen jüngeren festgehalten werden, und sie wiederum durch die Reibung andere Sporen festhalten; zum Theil aber erschwert auch die bei der Mehrzahl der Nährpflanzen vorhandene Behaarung die augenblickliche Verstäubung der Sporen. Wo, wie bei Phragmidium Rosae alpinae die Blätter der Wirthspflanze unbehaart sind, fallen die Sporen sehr leicht ab, und dadurch erklärt es sich, dass die Exemplare, die man von diesem alpinen Phragmidium in Sammlungen vorfindet, meist sehr dürftig sind und eine schlechte Vorstellung von der Art und Weise geben, wie jene schöne Species an

ihren natürlichen Standorten angetroffen wird. In welch hohem Grade die Behaarung der Blätter einer leichten Verstäubung der Sporen hinderlich ist, mag noch folgende Beobachtung lehren. An einigen im April aus dem vorjährigen dürren Laube aufgesammelten Rubusblättern war die stark behaarte Unterseite fast schwarz durch die Menge der darauf vorhandenen Sporen von Phragmidium Rubi, obwohl die untere Stielhälfte der Sporen durch die Nässe während des Winters durchgängig zerstört war und also nur noch diejenigen Sporen angewachsen sein konnten, die im Herbste nicht die völlige Reife erlangt hatten.

Es ist nun auch ersichtlich, dass nicht die beim Hinzutritt von Wasser zu beobachtenden Quellungserscheinungen, die den Ausgangspunkt unserer Betrachtung bildeten, in biologischer Hinsicht von Wichtigkeit sind, sondern dass vielmehr die denselben entgegengesetzten Schrumpfungsvorgänge als Mittel zur Erleichterung der Sporenverbreitung eine Bedeutung haben. Die hier sich anschliessende Frage, ob nicht doch bei denjenigen Arten, deren Stielmembran durch Quellung in Wasser gesprengt wird, das Hervordringen der verquollenen Membransubstanz gleichfalls von Bedeutung für die Verbreitung der Sporen ist, mag weiter unten mit erörtert werden.

Auch bei den Arten ohne Stieltorsion ist die Quellungsfähigkeit resp. die Schrumpfungsfähigkeit der Stiele offenbar von Bedeutung für die Loslösung der Sporen von ihrer Nährpflanze. Ordnet man jene Arten, bei denen Wasser keine Torsion bewirkt, nach der Grösse des Coëfficienten der Längsquellung an, so ergiebt sich folgende Reihe: Phragmidium Sanguisorbae, Phr. Fragariae, Phr. violaceum, Phr. speciosum, Phr. Potentillae, Phr. obtusum. Genau dieselbe Reihe erhält man aber, wenn man diese Arten nach Massgabe der leichteren oder weniger leichten Loslösbarkeit von der Nährpflanze zusammenstellt. Die Sporen von Phr. Sanguisorbae haften an einem angehauchten Objectträger, mit dem man sie berührt, diejenigen von Phr. obtusum dagegen können überhaupt nur gewaltsam von der Nährpflanze losgetrennt werden. —

Die Phragmidiumarten sind die einzigen, welche wenigstens zum Theil in frischen Exemplaren untersucht werden konnten, bei allen im Folgenden zu besprechenden Arten konnten nur an getrocknetem Material Beobachtungen angestellt werden, weil keine dieser Arten in Deutschland, die grosse Mehrzahl überhaupt nicht

in Europa vorkommt. Wir heben daher gleich an dieser Stelle hervor, dass nicht die von uns beschriebenen Quellungserscheinungen das eigentlich Wesentliche sind, sondern die durch die meist kurz vor der Sporenreife erfolgende Bildung einer in Wasser aufquellenden Substanz verursachten Druckkräfte.

Ein wesentlich anderer Typus der Quellungserscheinungen als bei Phragmidium tritt uns bei folgenden drei Arten entgegen: Uropyxis Steudneri Magn. auf Ormocarpum bibracteatum (Abyssinien) [Fig. 2], Puccinia insueta Wint. auf Stigmaphyllon litorale (Brasilien) [Fig. 3] und Uromyces Ipomeae Berk. auf Ipomea argyrioides (Cap d. g. Hoffnung) [Fig. 4]. Bei diesen Arten ist der Stiel dicht unterhalb der Spore kugelig oder rübenförmig angeschwollen und reisst unterhalb der verdickten Stelle leicht ab, selbst bei leiser Berührung mit einer Nadelspitze. Bei der Beschreibung von Uropyxis (Diorchidium) Steudneri hebt Magnus (Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellschaft 1891 S. 95) diese Art des Losbrechens der Sporen als besonders auffallend hervor, „weil die grösste Spannung der gedehnten Cuticula, wenigstens in der Querrichtung, im Aequator der kugeligen Anschwellung statthaben müsste; doch möchte die Cuticula, die an der Basis und am Scheitel die schärfste Umbiegung erfährt, an der schmäleren Basis auf einen von einer verhältnissmässig grossen Masse ausgeübten Stoss am leichtesten brechen.“ Zu beachten ist wohl auch der Umstand, dass nur die kugelige Anschwellung mit in Wasser aufquellender Substanz erfüllt, die Stielhyphe unterhalb derselben an reifen Sporen leer ist. Wenn also auch, wie Magnus constatirt, die von ihm als „Cuticula“ bezeichnete Aussenmembran an der Bruchstelle von gleicher Dicke ist wie an den übrigen Punkten des Stieles, so ist doch aus dem angeführten Grunde die Gesammtmembran, d. i. also die „Cuticula“ sammt der weicheren Inhaltsmasse, unterhalb des angeschwollenen Theiles erheblich schwächer und ein Abreissen des Stieles gerade an dieser Stelle wohl erklärlich. Gegen die Masse der Spore ist die quellbare Innensubstanz des Stieles abgegrenzt, beide stehen nicht im Zusammenhang mit einander und werden nur zusammengehalten durch die dünne Aussenmembran, die sich als Exosporium vom Stiel auf die Spore hin fortsetzt. Deshalb lösen sich Stiel und Spore auch leicht an der sie trennenden Einschnürung von einander. Bei Uromyces Ipomeae geschieht dies häufig schon durch die Uebertragung der

Sporen von der Pflanze auf den Objectträger, bei den anderen Arten, namentlich bei Uropyxis Steudneri kann die Lostrennung durch Verschiebung des Deckglases leicht bewirkt werden. Die Quellung des Stieles ist am stärksten bei Uropyxis Steudneri. Magnus giebt davon (l. c.) folgende genaue Beschreibung: „Kommen diese abgebrochenen Teleutosporen in Berührung mit Wasser, so quillt die innerhalb der Cuticula gelegene Membran bedeutend auf; sie dehnt die zunächst eine kugelige Fläche bildende Cuticula glockenförmig bis kappenartig aus, quillt ans derselben hervor und schlägt sich bei weiterer Quellung um dieselbe herum, so dass sie die kappenförmige Cuticula einschliesst. Sie ist schliesslich zu weit bedeutenderer Grösse als die zweizellige Teleutospore selbst aufgequollen. Alles dies vollzieht sich an den abgebrochenen Teleutosporen in sehr kurzer Zeit unter dem Auge des Beobachters bei Zusatz von Wasser.“ Aehnlich verläuft die Erscheinung bei den beiden anderen genannten Arten, nur quillt bei Uromyces Ipomeae der Stielinhalt nicht so regelmässig, bei Puccinia insueta selten oder überhaupt nicht aus der Aussenmembran hervor.

Ueber die Bedeutung, welche diesem eigenthümlichen Verhalten des Stieles zukommt, schreibt Magnus (l. c.) mit Rücksicht auf Uropyxis Steudneri: „Kommt nun an einen Haufen reifer Teleutosporen statt der Nadel z. B. ein heranfliegendes oder über ihn hinwegkriechendes Insect, so brechen viele Teleutosporen von ihren Stielen, und ist Feuchtigkeit, z. B. Morgenthau, vorhanden, so quillt die innere Schicht des abgebrochenen Stielendes sofort gallertartig auf und bleibt an den sie berührenden Theilen des herangekommenen Insectes kleben und wird so von demselben weitertransportirt. Diese merkwürdige Anschwellung des oberen Stielendes, die von der gallertigen Umwandelung der inneren Membran herrührt, erweist sich somit als eine schöne Anpassung zum Transport der Sporen durch herangekommene und sich wieder entfernende Thiere.“ Diese Deutung wird weiterhin (ebenda S. 192) auch auf Puccinia insueta ausgedehnt. Da aber bei dieser Art, wie oben betont wurde, die gallertige Masse nicht oder höchstens ausnahmsweise aus der dünnen Aussenmembran hervorbricht, so kann doch wohl die vorstehende Deutung für diese Art höchstens insoweit in Anspruch genommen werden, als es sich um die Möglichkeit der Verschleppung der Sporen durch Thiere auch ohne ein Ankleben der Sporen handelt.

Auch unter den Phragmidien mit tordirenden Stielen giebt es, wie wir sahen, solche, deren Stiele im unteren Theile in Wasser leicht verquellen, und solche, bei denen dies nicht oder nach längerem Liegen in Wasser nur vereinzelt geschieht. Phragmidium subcorticium zeigt in dieser Hinsicht an Material von verschiedenen Standorten sogar recht beträchtliche Verschiedenheiten. Es macht also bei Phragmidium die ganze Erscheinung mehr den Eindruck des Zufälligen. Zudem stehen die Sporen auf der vor Thau und Regen geschützten Blattunterseite. Wie bei Phragmidium so möchte ich auch bei den in Rede stehenden Arten das Hervorquellen der das Stielinnere ausmachenden Masse, besonders da, wo es nur vereinzelt eintritt, für biologisch bedeutungslos ansehen und daher die Stielanschwellung als eine Vorrichtung betrachten, die lediglich den Zweck hat, das Loslösen der Sporen von der Nährpflanze zu befördern oder gar zu bewirken und dadurch natürlich die Verbreitung der Sporen zu erleichtern, gleichviel, auf welche Weise die Verbreitung stattfindet.

Vielleicht kommt die folgende rein mechanische Deutung der Wirklichkeit wenigstens einigermaassen nahe. Die Anschwellung des Stieles erfolgt, wie dies auch Magnus hervorhebt, erst dann, wenn die Sporen der Reife nahe sind. Sie beginnt dicht unterhalb der Spore und schreitet von da aus nach unten hin fort. In einem mittleren Stadium hat dieser angeschwollene Theil eine rübenförmige, nach unten zu sich verjüngende Gestalt. Bei der Anschwellung üben die Stiele auf die neben ihnen befindlichen jüngeren Sporen naturgemäss einen Druck aus; diese können dem Druck aber nicht ausweichen, da sie dicht gedrängt stehen und da ausserdem von verschiedenen Seiten gleichzeitig ein solcher Druck erfolgen wird. Die Folge davon ist, dass die Spore wie ein Keil durch den Gegendruck der benachbarten jüngeren Sporen nach oben getrieben wird, und zwar um etwa so viel, wie die Länge der Stielanschwellung beträgt. Auf den unteren, nicht verdickten Stieltheil wird daher ein Zug ausgeübt, infolgedessen derselbe abreisst. An Querschnitten durch Sporenpolster, die natürlich nicht zu dünn sein dürfen und trocken oder in einem keine Quellung bewirkenden Medium hergestellt werden müssen, sieht man, dass thatsächlich die Sporen fast durchgängig von der Nährpflanze losgelöst sind. Befördert wird dieses Abreissen der Stiele sicherlich auch dadurch, dass die reifen Sporen durch die

nachwachsenden jüngeren gehoben werden, wie dies bei Arten mit leicht verstäubenden Sporen, auch bei solchen ohne besondere Mechanismen, allgemein der Fall sein wird. Wir werden gerade auf diesen Punkt noch unten gelegentlich einiger Bemerkungen über die Gattung Diorchidium zurückzukommen haben.

In einer der oben citirten Stellen ist gesagt, dass die Anschwellung des oberen Stielendes bei Uropyxis Steudneri von der gallertigen Umwandelung der inneren Membran herrühre. Aehnlich äussert sich Magnus (Ber. d. D. Bot. Ges. S. 192) über Puccinia insueta. Ich kann diese Auffassung nicht theilen, finde vielmehr den Sachverhalt folgendermassen. An jugendlichen Sporen besitzt die Stielhyphe eine gleichmässig dünne, einfache Membran und enthält reichlich plasmatischen Inhalt. Aus dem Inhalte wird die quellungsfähige Substanz ausgeschieden und der Membranhülle, die sich nun mehr und mehr erweitert, von innen aufgelagert. In dem Masse, wie die Verdickung fortschreitet, nimmt der Plasmainhalt ab, weicht aus dem verbreiterten Stieltheile zurück und ist auch aus dem darunter befindlichen Hyphenstücke schliesslich meist verschwunden, anscheinend aufgebraucht zur Bildung der Membrananschwellung. Dieser Vorgang würde sich demnach in derselben Weise vollziehen wie die Verdickung der Sporenmembran, die durch Ausscheidungen aus dem Plasma innerhalb des dünnen Exospors erfolgt. In entsprechender Weise geht bekanntlich die Entwickelung der Stiele der Teleutosporen bei Phragmidium vor sich.

Eine den zuletzt besprochenen Arten ähnliche Beschaffenheit haben, den vorhandenen Abbildungen nach zu schliessen, die Teleutosporenstiele von Puccinia globosipes Pk. auf Lycium californicum (Californien) und Puccinia tumidipes Pk. auf Lycium Andersoni (Arizona, Nordamerika). Auch hier erreicht oder übertrifft der mit der Spore etwa gleichlange Stiel dieselbe hinsichtlich seiner Breite. Diesen zwei nordamerikanischen Arten auf Lycium stehen zwei andere vom Cap der guten Hoffnung mit gleichfalls auffallenden Quellungserscheinungen gegenüber, es sind dies Puccinia Lycii Kalchbr. auf Lycium tubulosum (Fig. 5) und Puccinia afra Wint. auf Lycium afrum (Fig. 6). Im unbenetzten Zustande zeigen dieselben in ihrem unteren Theile, eine Anschwellung, die bei Puccinia afra von unregelmässig traubiger Gestalt ist, bei Puccinia Lycii nach unten zu spindelförmig zugespitzt mit glatter Oberfläche. Bei Zutritt von

Wasser quillt diese Partie derartig auf, dass die dünne Aussenmembran gesprengt und in kleine Stücke aufgelöst wird. Besonders stark ist die Quellung bei Puccinia Lycii, die durch das Hervorquellen der gallertigen Masse unterhalb der nicht gesprengten oberen Stielhälfte einigermassen an Diorchidium Steudneri erinnert. In dieser oberen Hälfte erfüllt bei P. Lycii die gequollene Masse das Stielinnere bis auf ein geringes Lumen. Auch bei diesen beiden afrikanischen Lycium-Puccinien lassen sich die Sporen sehr leicht von der Nährpflanze abheben, und offenbar hat die beschriebene Beschaffenheit der Stiele auch hier den Zweck, ihre Loslösung zu begünstigen. Für die beiden amerikanischen Arten, die leider nicht zur Untersuchung vorlagen, ist das nämliche gewiss sehr wahrscheinlich.

Diesen Arten lässt sich weiterhin die merkwürdige Puccinia Euphorbiae anschliessen, welche P. Hennings in seinen „Fungi aethiopico-arabici" (Bullet. de l'Herbier Boissier Vol. I p. 109) beschrieben und abgebildet hat. Hier schwillt ein verhältnissmässig kleiner Theil der Stielbasis scheibenförmig bis zu einer Breite von 21 μ an. Zweifellos hat auch diese Einrichtung denselben Zweck wie die vorher besprochenen, da die Sporenlager als „pulverulenti" bezeichnet werden, obwohl die Sporen sich nicht von ihren Stielen lösen.

Stiele, welche ihrer ganzen Länge nach verdickt sind, haben folgende Arten, die also etwa mit Puccinia tumidipes Pk. eine gewisse Aehnlichkeit haben: Uropyxis Naumanniana Magn. auf Berberis buxifolia von der Magelhaensstrasse, Puccinia deformans Wint. auf Montinia acris am Cap der guten Hoffnung, Puccinia paradoxopoda Speg., auf Grabowskia obtusa in Argentinien vorkommend, vielleicht auch Puccinia oedipus Cke. auf einem Senecio in Südafrika gefunden, endlich der abyssinische Uromyces Pazschkeanus P. Henn. auf Vigna sp. Von diesen Arten konnte nur die erste und letzte untersucht werden.

Uropyxis Naumanniana, von der mir Herr Prof. Magnus in entgegenkommender Weise Material überliess, hat lange spindelförmige Stiele (Fig. 7). Die Länge beträgt durchschnittlich 90 μ, die durchschnittliche Breite giebt Magnus (Ber. d. D. Bot. Ges. 1892 S. 320) zu 20,1 μ an. Ich finde dieselbe, in Wasser gemessen, fast stets erheblich grösser, nämlich ca. 30 μ, meist 25—32 μ. Im trockenen Zustande oder in Alkohol gemessen, beträgt die Breite nur wenig über die Hälfte, 14—17 μ. Sie zeigen in diesem Zustande einen

stark lichtbrennenden Inhalt, dessen Lichtbrechungsvermögen, wie bei allen anderen Arten, durch die Wasseraufnahme bedeutend vermindert wird. Ein kurzes Stück des Stieles unmittelbar unter der Spore, das schon im trockenen Zustande etwas schmäler und gegen den übrigen Stiel ziemlich deutlich abgesetzt ist, nimmt an der starken Quellung nicht theil, an dieser Stelle reissen auch die Stiele leicht ab, und zwar so, dass das kurze Ansatzstück mit der Spore verbunden bleibt. Auch bei dieser Art lösen sich die Sporen sammt ihren Stielen ausserordentlich leicht von der Nährpflanze ab oder sind vielmehr zum grössten Theile bereits losgelöst. In mehr als der Hälfte der Sporenlager des mir vorliegenden Materiales sind die meisten Sporen bereits ausgefallen.

Ueber seine Puccinia deformans schreibt Winter in der Flora (1884 S. 260): „stipite longo crassoque, hyalino, in aqua immense diffluente usque 20 μ incrassato,“ und von Puccinia paradoxopoda giebt De Toni in Saccardo's Sylloge nach Spegazzini an: „pedicello maximo, inflato, hyalino, utrinque abrupte attenuato, inferne saepe incurro vel gyroso-contorto, 100—120 $\times$ 30 μ.“

Die Stiele von Uromyces Pazschkeanus P. Henn. (Fig. 8) sind im trockenen Zustande entweder cylindrisch oder auch spindelförmig, vereinzelt sogar rübenförmig verdickt. Der untere Theil ist manchmal plötzlich verschmälert, wenn nämlich in diesem Theile die im Wasser aufquellende Innensubstanz fehlt. Gequollen erreichen diese Stiele eine Breite von 20 μ und darüber. Mit der Dickenzunahme findet auch eine entsprechende Verlängerung der Stiele statt, eine Drehung wurde nicht beobachtet. Die Sporen lassen sich sehr leicht vom Nährsubtrate abheben.

Bei den bisher besprochenen Arten hatten die Stiele in irgend einem Theile oder auch der ganzen Länge nach eine mehr oder weniger ausgesprochene Verdickung. Dies ist nicht der Fall bei folgenden Arten, welche ebenfalls Quellungserscheinungen zeigen, die einen stärker, die anderen schwächer: Uromyces Terebinthi (D C.) auf Pistacia Terebinthus und P. vera (Südeuropa, Persien), Uromyces brevipes (Berk. et Rav.) auf Rhus (Nordamerika), Uromyces Barbeyanus P. Henn. auf Rhus falcata (Abyssinien), Uromyces effusus (Peck) auf Rhus aromatica und Rh. triloba (Nordamerika), Uromyces Mucunae Rabh. auf Mucuna pruriens (Calcutta), Puccinia mirabilissima Peck auf Berberis repens und Mahonia aquifolium (Nord-

amerika), Puccinia lateripes B. et R. auf Ruellia (Nordamerika), Puccinia appendiculata Wint. auf Tecoma (Californien, Mexico, Ecuador), Puccinia Thuemeniana Voss auf Myricaria germanica (Tirol), Diorchidium Woodii K. et Cke auf Milletia caffra (Natal), Diorchidium Tracyi De-Toni auf Salvia ballotiflora (Nordamerika), Triphragmium clavellosum Berk. auf Aralia nudicaulis (Nordamerika). Sicherlich wird diese Liste sich noch weiter vervollständigen lassen; einige Arten, die nicht untersucht werden konnten, für welche aber ein ähnliches Verhalten sehr wahrscheinlich ist, werden unten genannt werden. Alle diese Arten haben Stiele, die ihrer ganzen Länge nach ungefähr gleichmässig dick sind. Dieselben sind bei der Mehrzahl der Arten länger als die Spore, bei einigen, z. B. Uromyces Terebinthi und Puccinia mirabilissima sogar auffallend lang. Die Stiele von Puccinia appendiculata tragen eigenthümliche verästelte oder an der Spitze getheilte Anhängsel, von denen noch besonders die Rede sein wird. Bei einigen Arten z. B. bei Diorchidium Woodii und D. Tracyi sind sie nach unten zu etwas verschmälert. Die Oberfläche der trockenen Stiele ist entweder glatt oder bei den stärker quellenden Arten wie Uromyces Terebinthi und Triphragmium clavellosum mit flachen, in der Hauptsache quer verlaufenden Falten versehen. Da diese an einem und demselben Material bei manchen Stielen fehlen, bei anderen vorhanden sind, so sind sie sicher ohne besondere Bedeutung für den Quellungs- resp. Schrumpfungsvorgang. Vielfach ist, z. B. sehr deutlich bei Puccinia lateripes auf Ruellia strepens, der untere Theil des Stieles höckerig-rauh. Es rührt dies davon her, dass hier gerade dieser Theil die quellungsfähige Substanz enthält und vielleicht nach der Sporenreife am stärksten geschrumpft ist. Die quellungsfähige Masse ist überhaupt bei den verschiedenen Arten in sehr verschiedener Mächtigkeit vorhanden und je nach ihrer Menge ist die Quellung eine stärkere oder schwächere. Nur als dünner Wandbeleg ist sie vorhanden bei Uromyces Mucunae, Diorchidium Tracyi u. a., sie füllt andererseits das ganze Lumen des Stieles aus bei Uromyces Terebinthi, Ur. brevipes, Triphragmium clavellosum, und eben dadurch dürften die oben erwähnten flachen Falten bedingt sein. Bei Puccinia mirabilissima ist der obere Theil des Stieles meist voll, der grössere untere Theil hohl. An trockenen Stielen ist daher der untere Theil bandartig flach und gewöhnlich etwas gedreht. Bei

Puccinia lateripes ist es gerade umgekehrt, die Stiele sind oben hohl und der untere, wie erwähnt auf seiner Oberfläche höckerige Theil ist von der quellbaren Substanz oft vollständig erfüllt.

Bei Wasserzutritt zu trockenen oder in Alkohol befindlichen Sporen erfolgt nun durch plötzliche Quellung eine Ausdehnung der Stiele in die Länge und mehr oder weniger auch in die Breite. Dieselbe erfolgt ebenso plötzlich wie bei den früher besprochenen Arten. Am augenfälligsten ist sie bei Uromyces Terebinthi. Die meist weit über 100 μ langen Stiele dieser Art verlängern sich durch die Quellnng fast um die Hälfte ihrer Länge, und zugleich nimmt auch der Querdurchmesser um die Hälfte, in dem unteren Theile des Stieles nicht selten sogar noch mehr zu, so dass also das Volumen des Stieles plötzlich etwa verdreifacht wird. Liegen die Sporen im Präparat dicht beisammen, mit ihren Stielen ineinander verschlungen, so gewährt es den Anblick, als ob ein Haufen langer Würmer in lebhafter Bewegung wirr durcheinanderkröche. Durch die gequollenen Stiele zieht sich ein bläulich erscheinender centraler Strang und die Oberfläche ist rauh, wie angefressen. Ganz dasselbe Aussehen haben nach der Quellung die Stiele von Uromyces brevipes und Triphragmium clavellosum, und in ihrem unteren Theile auch diejenigen von Puccinia lateripes. Es gilt diese Bemerkung freilich nur für die auf Ruellia strepens vorkommende Form der letztgenannten Art; die Form auf Ruellia ciliosa zeigt eine viel schwächere Quellung, auch lösen sich die Sporen nicht immer mit dem ganzeu Stiele los, sondern derselbe reisst an beliebigen Stellen durch. Es mag bei dieser Gelegenheit auch darauf hingewiesen werden, dass beide Formen auch sonst noch Verschiedenheiten zeigen. Die Warzen der Sporenmembran sind auf Ruellia ciliosa viel schwächere, die Färbung ist eine hellere und die Länge der Sporen eine etwas grössere als bei der Form auf Ruellia strepens. Alle diese Unterschiede treten constant auf, auch Burrill giebt die Mehrzahl derselben in seinen Parasitic Fungi of Illinois (Bullet. of the Illinois State Laboratory Vol. II, p. 189) an. — Hervorzuheben ist noch, dass bei Uromyces brevipes die Streckung unter gleichzeitiger Drehung des Stieles erfolgt.

Von den oben aufgezählten Arten ist Puccinia mirabilissima dadurch besonders bemerkenswerth, dass ihre Stiele bei Wasserzutritt eine ausserordentlich lebhafte und energische Drehbewegung ausführen. Dieser Pilz bildet ziemlich feste Polster auf den Blättern

von Berberis. Die Festigkeit derselben rührt aber keineswegs von der Festigkeit der Teleutosporenstiele her, sondern dieselbe hat eine andere Ursache. Die Uredosporen entstehen nämlich auf langen, dünnen Stielen, die dicht gedrängt auch nach der Reife und der erfolgten Lostrennung dieser Sporen auf dem Blatte stehen bleiben. Zwischen den von ihnen gebildeten Rasen hindurch wachsen dann die Teleutosporen mit ihren etwa 150 μ langen Stielen. Diese sind aber bei reifen Sporen meist nicht mehr an dem Berberis-Blatte befestigt, sondern sind von ihm losgetrennt. Denn berührt man ein solches Polster mit einem durch Anhauchen befeuchteten Objectträger, so bleiben an ihm sowohl Uredo- als auch Teleutosporen haften, erstere stets ohne, letztere mit Stiel.

Die merkwürdigste aller hier zu nennenden Stielformen hat jedenfalls Puccinia appendiculata (Fig. 11). Von dieser Art, die als Puccinia ornata Harkness in den Proceedings of the Californian Academy of sciences 1889 sehr schön abgebildet ist, konnte ich sowohl ein Originalexemplar aus Mexiko, als auch ein anderes Exemplar aus Ecuador untersuchen, das ich von Herrn von Lagerheim erhielt. In Californien kommt dieser Pilz auf Tecoma stans vor, und dies ist, soweit man nach den Blättern urtheilen darf, auch die Nährpflanze der mexikanischen Exemplare. Diejenige der ecuadorianischen Exemplare ist Tecoma Gaudichaudii, und auf dieser ist die Bildung der Sporenstiele etwas abweichend. Puccinia appendiculata führt ihren Namen wegen seitlicher, quirlständiger Anhängsel, die die Stiele besitzen. Diese Anhängsel sind Ausstülpungen der Stielmembran, in ihrem basalen Theil sind sie hohl und an der Spitze meist sternchenförmig gespalten, in ähnlicher Weise wie die Anhängsel der Sporenmembran von Triphragmium clavellosum, ausserdem aber sind sie selbst noch mit kurzen, seitlichen Ausstülpungen versehen. Bei der Form auf Tecoma Gaudichaudii sind sie bedeutend stärker entwickelt und in verschiedenem Grade unregelmässig verästelt, wohingegen das Sternchen an der Spitze meist fehlt. Auch die Stiele dieser Art erleiden, wenn sie von Wasser durchtränkt werden, eine Streckung und eine deutliche Drehung.

Sämmtliche hier aufgezählte Arten haben unter sich und mit den vorher besprochenen ausser der Quellungsfähigkeit der Sporenstiele das gemeinsam, dass ihre Sporen sich sehr leicht von der Wirthspflanze lostrennen und dass dabei die Abtrennung nicht unmittelbar unter der Spore oder an einer beliebigen Stelle des Stieles,

sondern immer an der Basis des letzteren erfolgt. Gerade dadurch unterscheiden sie sich von den Arten mit leicht verstäubenden Sporen, welche keine quellungsfähigen Stiele besitzen, denn bei diesen reissen die Sporen nur mit einem unbestimmten Rest der Stielhyphe oder auch häufig ohne einen solchen ab. Indessen fehlt es, wie wir an Puccinia lateripes gesehen haben, auch nicht an Formen, die in ihrem Verhalten die Mitte zwischen beiden halten. Es mag ferner auch bezüglich der zuletzt besprochenen Arten hier nochmals hervorgehoben werden, dass die Stiele nicht erst abreissen, wenn man die Sporen von der Nährpflanze abhebt, sondern dass sie, wenigstens zum grössten Theile, schon vorher losgetrennt sind. Am sichersten liess sich dies für Puccinia appendiculata nachweisen. Die Blätter von Tecoma Gaudichaudii sind hinreichend dünn, um im getrockneten Zustande bei greller Beleuchtung Licht genug durchzulassen, dass man auch bei stärkeren Vergrösserungen die Einzelheiten in kleineren Sporenlagern erkennen kann. Dabei zeigte sich, dass der grösste Theil der Sporen sich nicht mehr in Zusammenhang mit der Wirthspflanze befindet, dass sie vielmehr, wie dies oben schon für Phragmidium beschrieben wurde, wirr durcheinander liegen. Es ist ferner bekannt, wie auffallend leicht sich ganze Sporenlager von Uromyces Terebinthi von den Pistaciablättern abheben lassen. Dies wäre nicht möglich, wenn alle Sporen oder auch nur ein grösserer Bruchtheil derselben angewachsen wäre. Aehnliches gilt für die übrigen Arten.

Es ist daher, namentlich mit Rücksicht auf die vorher besprochenen Fälle, wohl nicht zweifelhaft, dass die Lostrennungsfähigkeit der Sporen an der Stielbasis zu den beschriebenen Quellungserscheinungen, beziehentlich den ihnen entsprechenden Schrumpfungsvorgängen, in ursächlicher Beziehung steht. Ob diese Beziehung eine so directe ist wie bei Phragmidium, wo die Austrocknung der Stiele eine Torsion und dadurch ihre Lostrennung bewirkt, ist freilich zweifelhaft. Es ist ja sehr wohl denkbar, dass auch hier die der Sporenreife folgende Austrocknung der Stiele und die dadurch bedingte, theilweise sehr beträchtliche Verkürzung derselben das Losreissen an der am wenigsten widerstandsfähigen Basis verursacht. Denn da die Sporen dem Zug nach unten nicht nachgehen können, weil die unter ihnen befindlichen jüngeren Sporen sie daran hindern, so bewirkt der Gegenzug die Lostrennung der

Stiele vom Mycelium. Es ist aber auch eine andere Deutung möglich, und diese erscheint uns sogar als die wahrscheinlichere. Bei allen diesen Arten erfolgt das Wachsthum der Stiele sehr schnell, und eben die Ausbildung jener in Wasser quellenden Substanz bewirkt die schnelle Streckung. Daher ist es wohl möglich, dass auch durch den Druck der nachwachsenden jüngeren Sporen die älteren gehoben werden und die Stiele derselben schliesslich in Folge der Dehnung auch ohne vorheriges Austrocknen losgerissen werden.

Welche von diesen Auffassungen die richtige sein mag, lässt sich durch Beobachtungen an trockenem Material nicht feststellen. Dass es sich aber bei der Lostrennung der Sporen thatsächlich um Zugwirkungen handelt, wird noch durch einige weitere Eigenthümlichkeiten wahrscheinlich gemacht. Bei fast allen[1]) oben genannten Uromycesarten sowie bei vielen der angeführten Arten mit zweizelligen Sporen überwiegt der Querdurchmesser der Sporen den Längsdurchmesser, so dass sie einer von hinten schiebenden Kraft als wirksame Angriffspunkte dienen. Ich betrachte daher, wie ich bereits an anderer Stelle (Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. X, S. 59, 60) auseinandergesetzt habe, die abweichende Gestalt jener Uromycessporen und die Querstellung der Sporen bei Diorchidium und den zum Diorchidiumtypus hinneigenden Puccinien als eine rein biologische Erscheinung, als eine Anpassung, durch welche die Lostrennung der Sporen vom Nährsubstrate erleichtert wird. Auch bei dem früher besprochenen Uromyces Ipomeae mit einer ganz anderen, aber gleichfalls mit auffallender Quellbarkeit begabten Stielform haben wir ein Ueberwiegen des Querdurchmessers der Sporen über den Längsdurchmesser, und gleichzeitig sind diejenigen beiden anderen Arten, welche die gleiche Stielform besitzen, nämlich Puccinia insueta und Uropyxis Steudneri, durch die Querstellung ausgezeichnet. Also auch hier tritt die Querstellung zugleich mit Quellbarkeit der Stiele auf. Es giebt nun noch einige weitere Arten von Uromyces resp. Puccinia, welche die hier erwähnte Eigenthümlichkeit der Gestalt beziehungsweise Stellung der Sporen zeigen, die

---

1) Eine Ausnahme bildet nur Uromyces Barbeyanus, dessen mit mässiger Quellungsfähigkeit begabte Stiele, soweit ich dies nach einem einzigen Sporenpräparate beurtheilen konnte, nicht immer an der Basis, stets aber ein Stück unterhalb der Spore abreissen.

aber mit Ausnahme einer Art nicht zur Untersuchung vorlagen. Von Uromycesarten sind dies Uromyces Ceratoniae Rabh. auf Ceratonia siliqua (Italien), Uromyces sphaeropleus Cke. auf Ononis (Indien) und Uromyces Tepperianus Sacc. auf Acacia salicina und A. myrtifolia (Südaustralien) und Albizzia montana (Java). Die beiden erstgenannten schliessen sich, den vorhandenen Abbildungen nach zu urtheilen (man vergleiche dieselben in den Mittheilungen des Botan. Vereins für Gesammtthüringen 1890, S. 25), in ihrem Verhalten eng an Uromyces Terebinthi an. Uromyces Tepperianus hingegen besitzt hinfällige Stiele ohne Quellbarkeit, die von den Sporen sich leicht loslösen. Bei dieser Art ist es wahrscheinlich die merkwürdige Art des Vorkommens, die Anlegung der Sporenlager unter der Rinde der Wirthspflanze, die durch den Pilz erst abgehoben wird, welche die gewölbte Gestalt der Sporen bedingt hat.

Um ferner die Arten mit quergerichteten, zweizelligen Sporen zusammenzustellen, so sind zunächst die typischen Diorchidien zu nennen. Von Diorchidium Woodii und D. Tracyi ist bereits die Rede gewesen. Ihnen ist hinsichtlich der Sporengestalt Diorchidium binatum (Berk. et Curt.), auf einer unbekannten Nährpflanze in Nicaragua gefunden, anzuschliessen, von welchem Kalchbrenner (Grevillea, Vol. XI) mit Bezug auf Diorchidium Woodii bemerkt: „vix differt". Man wird daher aus dieser Bemerkung entnehmen dürfen, dass auch bei Diorchidium binatum die Sporen mitsammt den Stielen sich von der Nährpflanze abtrennen. Dass es auch hier ähnliche Vorgänge wie bei den anderen Arten sind, welche die Lostrennung der Sporenstiele bewirken, wird wahrscheinlich durch die Angabe De-Toni's in Saccardo's Sylloge fungorum, Vol. VII, p. 736, wo die Sporenmembran als „deglubens" bezeichnet wird. Es erinnert dies an die gleiche Erscheinung bei Uropyxis Steudneri, deren äussere Membran sich ebenfalls durch Quellung von den dunkler gefärbten, inneren Membranschichten abhebt, eine Erscheinung, die noch stärker ausgeprägt bei Phragmidium deglubens (B. et C.), in geringerem Maasse aber auch bei Phragmidium subcorticium und anderen Arten auftritt, deren Stiele quellungsfähig sind. — Diesen Arten würden sich, was die Stellung der Sporen betrifft, am nächsten anschliessen Uropyxis Steudneri und Puccinia insueta, sodann Puccinia lateripes, welche ungefähr die Mitte hält zwischen der Diorchidiumstellung und der Pucciniastellung der Sporen. Zu diesen bereits

behandelten Arten gesellt sich ferner Puccinia plagiopus Mont., eine auf Cuba gefundene Art, deren Nährpflanze nicht sicher bekannt ist. Von dieser Art schreibt P. Hariot (Bullet. de la Société Mycol. de France 1891, p. 196): „pédicelle blanc hyalin allongé, fréquemment implanté latéralement (rappelant celui des Phragmidium) .... Un des charactères les plus remarquables de cette plante est de posséder des téleutospores à pédicelle qui présente des appendices hyalins de même structure que lui, naissant sur un des côtés ou sur les deux. On croirait avoir affaire à des pédicelles ramifiés." Aus diesen Angaben geht zur Genüge hervor, dass auch die Stiele dieser Art merkwürdige Eigenschaften besitzen. Ob sie in Wasser durch Quellung sich strecken, ist allerdings hiernach nicht zu ersehen, doch sei darauf hingewiesen, dass die Stiele von Puccinia appendiculata, der einzigen Art, von welcher man solche Stielanhängsel sonst noch kennt, in Wasser sich um etwa ein Drittel ihrer Länge strecken. — Bei den übrigen Arten, deren Sporen sich mit den Stielen lostrennen, kommt eine stark seitliche Anheftung der letzteren, soweit meine Untersuchungen reichen, nur vereinzelt noch bei Puccinia mirabilissima vor.

Aus diesen Erörterungen geht nun hervor, welchen Maassstab man bei der Beurtheilung der Gattungen Pileolaria und Diorchidium anzulegen hat. Gerade diejenigen Merkmale, auf welche diese Gattungen begründet sind, nämlich das Ueberwiegen der Breite über die Höhe der einzelligen Sporen in dem einen Falle, die Querstellung der zweizelligen Teleutosporen im anderen, entsprechen einer biologischen Anpassung, es sind also, mit anderen Worten, diese Arten durch die gleiche Anpassung zu einer in einer bestimmten Hinsicht übereinstimmenden Gestaltung der Sporenform gelangt. Eine nähere Verwandtschaft braucht dabei zwischen den einzelnen Arten nicht zu bestehen, und ich kann für dieselbe auch keine Anhaltspunkte finden. Betrachten wir zunächst die einzelligen Arten, die also zu Pileolaria zu stellen wären, so finden wir in der Membransculptur so ausserordentliche Verschiedenheiten, wie sie sonst bei verwandten Arten nicht vorzukommen pflegen. Man vergleiche nur beispielsweise Uromyces Ipomeae mit seiner radial gerippten, oben mit einer Ringfurche versehenen Sporenmembran etwa mit Uromyces brevipes, dessen Membran wabenartige Vertiefungen, also netzartige, erhabene Leisten trägt. Ferner spricht auch das Vorkommen dieser Arten

auf so weit verschiedenen Nährpflanzen[1]) nicht für ihre Verwandtschaft, wenn auch zugegeben werden muss, dass es nicht gerade gegen dieselbe zu sprechen braucht. Ich habe früher (Mittheil. d. Bot. Ver. f. Gesammtthüringen 1890, p. 25) darauf hingewiesen, dass es dieser Verschiedenheiten wegen nicht möglich erscheine, die Gattung Pileolaria aufrecht zu erhalten, ohne für die auffallende Abweichung der Sporenform von dem gewöhnlichen Typus eine Erklärung geben zu können. In dem oben erbrachten Nachweise, dass dieselbe einer biologischen Anpassung entspricht, findet auch dieser Punkt seine Erledigung. Magnus legt (Ber. d. D. Bot. Ges. 1892, p. 197 f.) auf die Vertiefung der Ansatzstelle des Stieles ein grösseres Gewicht für die Systematik und hält Pileolaria für eine natürliche Gattung, indem er darauf hinweist, dass Pileolaria sich zu Uromyces verhalte wie Dasyspora zu Puccinia. Da von Dasyspora bisher nur eine einzige Art, nämlich D. foveolata (Schw.) B. et C. bekannt ist, so hat es für uns wenig Zweck, Erörterungen darüber anzustellen, ob Dasyspora eine natürliche Gattung ist. Durch die kraterartige Vertiefung am Scheitel und an der Basis der Sporen unterscheidet sich jener Pilz allerdings von allen bisher bekannt gewordenen Puccinien. Ebenso war Uromyces Terebinthi damals, als Castagne die Gattung Pileolaria aufstellte, von den damals bekannten Uromycesarten hinlänglich verschieden, um als Repräsentant einer eigenen Gattung aufgefasst werden zu können. Jetzt aber, wo noch andere Uromycesarten mit abgeflachten Sporen bekannt sind, stellen sich die Bedenken heraus, die einer solchen Auffassung entgegenstehen. Man kann daher den angedeuteten Gedankengang auch umkehren und sagen: weil es nicht möglich erscheint, die Gattung Pileolaria als eine natürliche zu begründen, weil im Gegentheil verschiedene Gründe dafür sprechen, dass die in der Abplattung der Sporen und der Vertiefung des Stielansatzes bestehende Aehnlichkeit der Form nicht durch natürliche Verwandtschaft bedingt ist, so ist es auch zweifelhaft, ob Dasyspora von Puccinia generisch abzutrennen ist.

Etwas schwieriger ist die Beurtheilung der Gattung Diorchidium.

---

1) Selbstverständlich haben wir dabei die Gesammtheit der angegebenen Arten im Auge, denn dass Uromyces Terebinthi, Ur. brevipes und Ur. effusus unter sich in naher Verwandtschaft stehen, geht ebenso aus den Merkmalen ihrer Sporen hervor wie das Vorkommen auf Nährpflanzen derselben Familie dafür spricht.

Durch die verticale Stellung der Scheidewand der beiden Sporenzellen unterscheiden sich die typischen Diorchidien von den Puccinien mit horizontal gestellter Scheidewand so auffallend, dass auf den ersten Blick nichts leichter erscheint, als beide Gattungen auseinander zu halten. Aber es fehlt, wie ich bereits anderwärts (Ber. d. D. B. Ges. 1892, S. 58) hervorgehoben habe, nicht an Zwischengliedern, die eine scharfe Trennung wesentlich erschweren: bei Puccinia insueta sitzt der Stiel in der Regel nur einer von beiden Sporenzellen an, aber die Achse der Spore ist meist horizontal gerichtet; bei Puccinia lateripes kommt sowohl die Pucciniastellung als auch die Diorchidiumstellung vor, bei der überwiegenden Mehrzahl der Sporen dieses Pilzes ist aber die Stellung eine intermediäre. Das Vorhandensein solcher Zwischenformen dürfte natürlich, auch wenn die Querstellung der Sporen eine Anpassungserscheinung ist, der Abtrennung eines Genus Diorchidium nicht hinderlich sein, wenn sich sonst die betreffenden Arten als unzweifelhaft verwandt erwiesen. Das scheint mir aber eben nicht der Fall zu sein. Magnus sucht (l. c.) den wahren und natürlichen Charakter der Gattung Diorchidium in den Symmetrieverhältnissen der Organisation der Teleutosporen, nämlich darin, dass „die Zellen symmetrisch mit Bezug auf die Scheidewand ausgebildet, mit abgerundeten, freien Polen und je einem Keimporus an diesen Polen oder in der Nähe dieser Pole" versehen sind und meint, der Umstand, dass die Organisationsverhältnisse mit biologischen Anpassungen zusammenhängen, müsse nicht ihre systematische Bedeutung verringern. Gewiss nicht. Aber was die Symmetrie der Sporen und speciell die Abrundung der Pole betrifft, so wüsste ich nicht, warum dieselbe nicht auch lediglich eine Folge der Querstellung sein könnte. Je vollkommener diese ist, um so vollkommener ist die Symmetrie in Bezug auf die Scheidewand, sie ist demgemäss bei Puccinia lateripes am geringsten. Durch die Querstellung wird der Unterschied zwischen Basalzelle und Scheitelzelle vollständig aufgehoben, und dies geht bei Diorchidium Tracyi sogar so weit, dass beide Sporenzellen eine gemeinsame, auf beide Zellen hinübergreifende Scheitelverdickung der Ansatzstelle des Stieles gegenüber haben. Auch in der Lage der Keimporen an den Polen der Spore oder in der Nähe derselben kann ich nur eine Anpassungserscheinung erblicken, die für die Systematik ohne Bedeutung ist. Es ist, wie zuerst v. Lagerheim (Hedwigia 1890,

S. 172—174) nachgewiesen hat, eine unter den Puccinien mit leicht verstäubenden Sporen sehr verbreitete Erscheinung, dass der Keimporus der unteren Zelle von der Scheidewand entfernt liegt, er ist bei manchen Arten dem Stiele sehr genähert. Dies ist beispielsweise auch bei Puccinia appendiculata der Fall. Etwas Aehnliches haben wir innerhalb der Gattung Phragmidium, wo Phragmidium obtusum und Phr. albidum festsitzende Sporen und in jeder Zelle einen Porus haben, der auf die höchste Stelle der Zellwand gerückt ist, während bei solchen Arten wie Phragmidium subcorticium u. A. die zu mehreren vorhandenen Poren im Aequator der Zellen stehen. Dass nicht etwa die Vermehrung der Anzahl der Keimporen bei Phragmidium die äquatoriale Lage derselben bedingt, lässt das australische Phragmidium Barnardi Plowr. et Wint. erkennen. Die Sporen desselben, die auf ziemlich weiten, aber hohlen Stielen stehen, lösen sich nicht von selbst von der Nährpflanze, keimen vielmehr sehr bald auf dieser selbst aus. Sie haben in jeder der brodförmig gestalteten Sporen mehrere Poren, die meist dicht unter der Bodenfläche der darüber befindlichen Spore stehen. Bei der grossen Verbreitung, in welcher die Erscheinung, dass der Porus der unteren Zelle von der Scheidewand abgerückt liegt, gerade innerhalb der Gattung Puccinia auftritt, darf man annehmen, dass es für die betreffenden Arten, die grossentheils nicht näher miteinander verwandt sind, aus irgend einem Grunde von Vortheil ist, wenn der Porus der unteren Zelle von der Scheidewand entfernt liegt. Eben deswegen braucht aber auch bei den Diorchidiumformen die seitliche Lage der Keimporen nicht ein Ausdruck der natürlichen Verwandtschaft zu sein.

Ich kann daher, da die in Rede stehenden Arten irgendwelche andere Anhaltspunkte für ihre Verwandtschaft nicht aufweisen, vielmehr sehr beträchtliche Unterschiede darbieten, wozu nicht in letzter Linie ihr Auftreten auf sehr verschiedenartigen Nährpflanzen zu rechnen ist, die Gattung Diorchidium als eine natürliche nicht betrachten und bin der Ansicht, dass die als Diorchidien angesprochenen Arten[1]) in die Gattung Puccinia einzureihen sind, so sehr auch einige unter ihnen sich vom Pucciniatypus entfernen.

---

1) Mit Ausnahme von Diorchidium pallidum Wint. Siehe Ber. d. D. Bot. Ges. 1892, p. 63.

Auch die Gattung Uropyxis ist sicherlich keine natürliche. Dieselbe ist von Schröter (Hedwigia 1875, p. 165) begründet worden auf eine Art, die ursprünglich als Puccinia Amorphae von Curtis beschrieben worden war. Die Sporen sind, wie bei Puccinia, zweizellig, es besitzt aber jede Zelle, von typischen Puccinien abweichend, zwei einander gegenüberstehende Keimporen, die in beiden Zellen ziemlich in einer Ebene stehen, also nicht gekreuzt sind[1]. Die unmittelbar unter dem Exospor befindliche Schicht der Sporenmembran bildet um die Spore ein in Wasser stark aufquellendes, farbloses Gehäuse. Wegen des Vorkommens von zwei Poren in jeder Zelle gehören nach Magnus (Ber. d. D. Bot. Ges. 1892, S. 192 u. 320) in die Gattung Uropyxis folgende fünf Arten: Uropyxis Steudneri Magn., Uropyxis Naumanniana Magn., Puccinia mirabilissima Peck, Puccinia Amorphae Curt. und Puccinia Petalostemonis Farl., letztere beide auf Papilionaceen in Nordamerika vorkommend. Es ist nun jedenfalls sehr auffallend, dass von dieser geringen Anzahl die ersten drei Arten wegen auffallender Quellungserscheinungen an den Stielen bereits in dem Vorgehenden zu besprechen waren und dass die anderen beiden, Pucc. Amorphae und Pucc. Petalostemonis, ebenfalls derartige Eigenschaften aufweisen, zwar nicht an den Stielen, wohl aber an der Membran der Sporen selbst. Bei Puccinia Amorphae ist diese Quellung, wie schon erwähnt, eine sehr beträchtliche; von Puccinia Petalostemonis habe ich sie nicht selbst untersucht, finde aber bei De-Toni (Sylloge fungorum VII, p. 736) über die Teleutosporen dieses Pilzes die Bemerkung: „tunica gelatinosa cinctis". Es legt die Vermuthung nahe, dass ebenso wie die Quellungsfähigkeit der Stiele und der Sporenmembranen auch die Vermehrung der Anzahl der Keimporen lediglich eine Anpassung ist, die den betreffenden Arten bei der Keimung irgendwie von Vortheil ist und die vielleicht nur durch die anderweitigen biologischen Eigenthümlichkeiten dieser Arten, nicht aber

---

1) Allgemein wird die Zahl der Keimporen dieser Art zu zwei angegeben und an manchem Material scheint die Zweizahl die ausschliessliche zu sein. Es kommen aber doch Abweichungen vor. An den in der Mykothek (No. 1037) ausgegebenen Exemplaren fand ich auch Sporen mit drei Poren in einer Zelle, zwar meist vereinzelt, in einem Präparate jedoch unter 37 Sporen drei mit drei Poren in jeder Zelle, 12 mit drei Poren in der einen (bald oberen, bald unteren) und zwei Poren in der anderen Zelle, endlich 22 normale Sporen.

durch natürliche Verwandtschaft bedingt ist. Puccinia Amorphae und Petalostemonis sind wohl unzweifelhaft verwandte Arten, dagegen ist zwischen diesen und den anderen Arten kaum eine andere Uebereinstimmung zu finden, als der Besitz zweizelliger Sporen mit zwei Keimporen in jeder Zelle. Vielleicht wäre auch noch der hochentwickelte Membranbau zu nennen, welchen auch Magnus besonders hervorhebt, jedoch ist die Entwickelung desselben keine einheitliche, bei Puccinia Amorphae ist der dunkelgefärbte Theil der Membran gegen die farblose Hülle durch eine dichtere Schicht scharf abgegrenzt, wohingegen bei Uropyxis Steudneri eine solche Grenzschicht nicht vorhanden ist und der Membranbau viel mehr demjenigen von Puccinia Asphodeli gleicht als demjenigen von Pucc. Amorphae.

Einen Maassstab für die Beurtheilung dieser Verhältnisse wird man am besten finden, wenn man die anderen Gattungen ins Auge fasst, bei denen in jeder Sporenzelle mehr als ein Keimporus liegt. Bei Gymnosporangium kommen meist zwei bis vier Keimporen vor und zwar hat nach Plowright (British Uredineae) Gymnosporangium Sabinae (Dicks.) vier, G. confusum Plow. zwei bis vier, G. juniperinum (L.) sechs Keimporen. Arten mit nur einem Porus scheinen nicht vorzukommen, wenn man Gymnosporangium Ellisii Berk. ausschliesst, dessen Zugehörigkeit zu dieser Gattung zweifelhaft ist. Es besteht sonach eine, wenn auch nicht völlige, so doch im Wesentlichen recht gute Uebereinstimmung, und die grössere Anzahl der Keimporen erscheint als ein gutes Gattungscharakteristicum. Es ist aber von vornherein nicht anders zu erwarten, als dass Arten, die in ihren biologischen Verhältnissen in so hohem Maasse übereinstimmen, wie dies bei den Gymnosporangien der Fall ist, auch in ihren morphologischen Merkmalen grosse Uebereinstimmung zeigen, besonders soweit die letzteren zu den biologischen Functionen in directer Beziehung stehen [1]).

---

1) Es ist bemerkenswerth, dass auch bei den Gymnosporangien die Stiele und theilweise auch die Sporenmembran eine starke Quellungsfähigkeit besitzen, die bis zur völligen Auflösung der Stiele und der äusseren Membranschicht führt. Vielleicht ist das Zusammentreffen beider Erscheinungen, der Quellungsfähigkeit und der grösseren Zahl der Keimporen ein zufälliges, vielleicht weist das letztere Merkmal auf die Verwandtschaft der Gymnosporangien mit Phragmidium hin, wie dies von verschiedenen Autoren angenommen wird. Ich kann diese Auffassung nicht theilen, muss jedoch von einer Begründung dieser abweichenden Ansicht hier absehen, da dieselbe für die vorliegende Frage ohne Belang ist.

Mehr Aufschluss über unsere Frage giebt uns die Gattung Phragmidium. Phragmidium obtusum und Phragmidium albidum haben festsitzende Sporen und einen Porus in jeder Zelle; Phr. subcorticium u. A. haben Sporen, die sich durch besondere Mechanismen von der Nährpflanze trennen und mehrere, meist drei, Keimporen in jeder Sporenzelle; Phr. deglubens hat, ganz ebenso wie Puccinia Amorphae, eine in Wasser stark aufquellende Schicht der Sporenmembran und vier Keimporen in jeder Zelle[1]). Hier treffen wir also innerhalb einer unzweifelhaft natürlichen Gattung Unterschiede, die denjenigen ganz entsprechen, durch welche Uropyxis von Puccinia als eine natürliche Gattung abgetrennt werden soll, nämlich eine Vermehrung der Keimporen bei Arten, die theils an den Stielen, theils an der Membran der Sporen selbst bei Benetzung mit Wasser bemerkenswerthe Quellungserscheinungen zeigen. Ein Merkmal aber, das bei nächstverwandten Arten in dieser Weise, den biologischen Verhältnissen entsprechend, schwankt, kann nicht die Grundlage einer Gattung abgeben, die durch die sonstige Verschiedenheit der dazugezogenen Arten nicht als eine natürliche erscheint. — Es ist vielleicht nicht überflüssig, zu bemerken, dass auch die der Verbreitung durch den Wind dienenden Aecidium- und Uredosporen stets mehrere Keimporen haben.

Da die von uns beschriebenen Quellungsmechanismen, wie wir sahen, den Zweck haben, die Verbreitung der Sporen durch deren Lostrennung von der Wirthspflanze zu befördern, so sollte man erwarten, dass auch bei Arten, deren Sporen auch ohne derartige Vorrichtungen sich leicht von dem Nährsubstrate lösen und verstäuben, das Vorhandensein von mehr als einem Keimporus in jeder Zelle ebenfalls von Vortheil sein und demgemäss zu beobachten sein dürfte. Es scheinen aber derartige Fälle sehr vereinzelt zu sein, und dies legt die Vermuthung nahe, dass unsere Deutung der Quellungserscheinungen die Bedeutung derselben noch nicht erschöpft. Als einziges, aber sehr bemerkenswerthes Beispiel der angedeuteten Art ist mir nur die von mir beschriebene Puccinia Lagerheimiana auf Aegiphila aus Ecuador bekannt. Die Sporen derselben haben lange, aber äusserst hinfällige Stiele und in jeder Zelle vier Keim-

1) Selbst wenn man diese Art nicht zur Gattung Phragmidium stellen sollte, wird man ihre nahe Beziehung zu derselben nicht in Abrede stellen können.

poren. Diese liegen meist in etwa gleicher Entfernung von der Scheidewand, seltener ist ihr Abstand von der letzteren ungleich und ihre Vertheilung eine unregelmässige. Im Uebrigen hat Puccinia Lagerheimiana keine Eigenthümlichkeiten, die ihre Ausschliessung von der Gattung Puccinia erforderten. Ebensowenig ist dieselbe etwa als Bindeglied zwischen Puccinia und Phragmidium zu betrachten.

Eine weitere Bemerkung, zu der unsere Zusammenstellung Veranlassung giebt, betrifft die Bedeutung der ankerähnlichen Anhängsel an den Sporen mancher Arten und der ganz ähnlichen Gebilde an den Stielen von Puccinia appendiculata (und Puccinia plagiopus?). Solche Sporenanhängsel kommen bekanntlich bei Triphragmium clavellosum vor, von welchem bereits oben die Rede war. Die Stiele dieser Art quellen in Wasser in die Länge und Breite. Die Stärke der Quellung kann an verschiedenen Exemplaren ziemlich verschieden sein, so z. B. betrug die Längsstreckung an einem von den Adirondack-Mountains im Staate New-York stammenden Exemplar (ausgegeben in der Mykotheka universalis, No. 844) $^4/_5$ der ursprünglichen Stiellänge, an einem anderen vom Mt. Adams, New-Hampshire (Fungi europaei, No. 2918) etwa nur ein Drittel. Bei starker Quellung erhalten die Stiele besonders in ihrem unteren Theile jenes schon oben beschriebene rauhe, gekörnelte Aussehen. Dieselbe Erscheinung tritt nach Anderson (Journal of Mycology, Vol. 6, p. 124) auch bei dem auf Ceylon auf Hedera (?) gefundenen Triphragmium Thwaitesii B. et Br. auf, man kann daher aus dieser Angabe mit Sicherheit schliessen, dass die Stiele dieser Art eine ebensolche Quellungsfähigkeit besitzen. Wie die Sporen von Triphragmium clavellosum, so haben auch diejenigen von Triphragmium Thwaitesii die erwähnten Anhangsgebilde. Anderson berichtet (l. c.) über diese Art Folgendes: „epispore rather thick, appendages few, straight and tapering, expanding at the end into an emarginate and often distinctly bifurcated tip". Endlich kommen noch solche Gebilde in genau derselben Form vor an den Sporen von Sphaerophragmium Acaciae (Cke.) Magn. Ueber die Beschaffenheit der Stiele macht weder Magnus (Ber. d. D. Bot. Ges. 1891, p. 120), noch Cunningham, der (Memoirs by Medical Officers of the Army of India 1889) diese Sporen als eine zweite Sporenform von Ravenelia sessilis beschrieben hat, nähere Angaben. Aber die Abbildungen

zu der Arbeit von Magnus, besonders Fig. 19, 20 und 23 scheinen mir ziemlich bestimmt darauf hinzudeuten, dass auch bei diesem eigenthümlichen Pilze die Sporenstiele in Wasser erheblich aufquellen und dass auch hier die Lostrennung der Sporen von der Nährpflanze durch diese besondere Beschaffenheit der Stiele bewirkt wird. Es lag zunächst nahe, zu vermuthen, dass die hier besprochenen Anhängsel als ein Verbreitungsmittel für die Sporen anzusehen seien, und es ist immerhin möglich, dass sie diese Function mit erfüllen. Aber ihr Vorkommen nur bei solchen Arten, deren Sporenstiele, soweit festgestellt werden konnte, eine besondere Anpassung an die Lostrennung der Sporen von der Nährpflanze aufweisen, und andererseits das Vorkommen ganz ähnlicher Anhangsgebilde an den Stielen von Puccinia appendiculata lassen jene Erklärung nicht recht ausreichend erscheinen und legen eine andere Deutung nahe. Was nämlich die als Pileolaria beschriebenen Uromycesarten durch die Abflachung, und was die als Diorchidien bezeichneten Pucciniaarten durch die Querstellung der Sporen erreichen, das wird allem Anscheine nach bei diesen Arten durch die in Rede stehenden Anhängsel erreicht, nämlich eine Lostrennung der Sporenstiele durch den Druck, welchen nachwachsende, jüngere Sporen gegen die ineinandergreifenden Anhängsel älterer Sporen resp. Stiele ausüben.

Es ist oben erwähnt worden, dass die Stiele von Puccinia appendiculata, wenn sie von Wasser durchdrungen werden, ausser der Streckung auch eine Drehung ausführen, und man könnte die Frage aufwerfen, ob nicht bei diesem Pilze durch eine nach der Sporenreife erfolgende Drehung eine Loslösung der Sporen bewirkt wird. Zur Beantwortung dieser Frage würde es vor Allem nothwendig sein, Beobachtungen an frischem Material zu machen; eine Spiralstreifung, wie bei Phragmidium, ist an den trockenen Stielen nicht vorhanden. Ob diesen Drehbewegungen, die besonders auch bei Puccinia mirabilissima sehr stark sind, in allen Fällen eine biologische Bedeutung zukommt, müssen künftige Untersuchungen lehren. —

Eine sehr eigenthümliche Art von Mechanismen, welche die Lostrennung der Sporen von ihrem Nährsubstrate bezwecken, finden wir bei der Gattung Ravenelia. Der Apparat, der die Lostrennung bewirkt, ist hier bei verschiedenen Arten sehr verschieden ausgebildet. Wir beschränken uns, da eingehende Untersuchungen über

die Gattung Ravenelia an anderer Stelle veröffentlicht werden sollen, darauf, zwei möglichst verschiedene Typen hier zu beschreiben.

Die Teleutosporen der Ravenelien sind zu schirmartigen, gewölbten Köpfchen von rundlichem Umriss vereinigt. Auf die Art der Zusammensetzung dieser Köpfchen kommt es hier nicht an. An der Anlage eines Sporenkörpers sind mehrere Hyphen betheiligt, ihre Anzahl ist bei manchen Arten gleich der Anzahl der Einzelsporen, bei anderen erheblich geringer. Das Letztere ist beispielsweise der Fall bei Ravenelia sessilis Berk., einer in Indien auf Albizzia Lebbek vorkommenden Art, die Cunningham (Notes on the life-history of Ravenelia sessilis B. and Ravenelia stictica B. and Br.) eingehend untersucht hat. Auf der Unterseite der Köpfchen befindet sich nach Cunningham's Angabe eine Reihe farbloser Blasen, der sogen. Cysten, die aus kleinen Anlagen kurz vor der Sporenreife unter bedeutender Volumenvergrösserung hervorgehen. Es ist aber innerhalb dieser im Kreise stehenden Cysten die ganze Unterseite des Köpfchens mit ebensolchen, meist etwas kleineren Cysten bedeckt in der Weise, dass unter jeder Einzelspore eine Cyste zu finden ist (Fig. 13). Cunningham bildet nach frischem Material die Cysten als eiförmige Gebilde ab, an trockenen Exemplaren sind sie weniger voluminös und erscheinen etwa halbkugelig. Die innen stehenden sind in Folge gegenseitiger Berührung polygonal. Sie enthalten in einer dünnen Membran eine homogene, im frischen Zustande stark lichtbrechende Masse, die in Wasser so stark quillt, dass die Cystenmembranen augenblicklich gesprengt werden.

Die Umbildung des körnigen, plasmatischen Inhaltes der Cystenanlagen in die homogene Masse geht, wie schon erwähnt, unter starker Volumenvergrösserung unmittelbar vor oder gleichzeitig mit der Sporenreife vor sich. Natürlich wird dadurch das Köpfchen gehoben und die Stielhyphen erleiden eine Dehnung, sie reissen schliesslich durch, besonders wenn durch nachwachsende, junge Köpfchen die älteren noch weiter emporgeschoben werden. Der Einfluss dieser Dehnung lässt sich an den Resten der Stielhyphen deutlich erkennen, sie stehen als haarähnliche, nach oben zu verdünnte Fasern in dem Hymenium.

Während bei Ravenelia sessilis und manchen anderen Arten die Stielhyphen sich nicht zu einem gemeinsamem Stiele vereinigen, tritt eine solche Vereinigung bei anderen Species ein. Als be-

kanntestes Beispiel dieses Typus ist Ravenelia epiphylla (Schwein.) (= R. glanduliformis B. et C.) zu nennen. Die Sporenkörper dieser amerikanischen Species sind fast halbkugelig und werden von einem Stiele getragen, der deutlich aus einer Anzahl von Hyphen zusammengesetzt ist. Die Zahl der Hyphen ist derjenigen der Einzelsporen gleich, und jede von den letzteren steht durch eine Cystenzelle mit einer Stielhyphe in Verbindung. Die Cysten sind nach unten zu konisch verschmälert und bilden an trockenen Exemplaren in ihrer Gesammtheit einen meist flachen, kegelförmigen Körper (Fig. 14). Wie derselbe im frischen Zustande aussieht, ist nirgends angegeben. Sicherlich besitzt er frisch ein erheblich grösseres Volumen, darauf lässt schon die gierige Wasseraufnahme schliessen, die beim Zufliessen von Wasser erfolgt. Der Cystenkörper wird dadurch mächtig aufgebläht und seine peripherischen Wandungen werden in Folge dessen gesprengt. Parker, der diese Art gründlich untersucht hat (On the Morphology of Ravenelia glandulaeformis. Proceed. of the American Academy of Arts and Sciences, 1886, p. 205—219), und dem wir höchst werthvolle Angaben über die Entwickelung dieser Art verdanken, hält zwar die Cysten reifer Köpfchen für inhaltlose Blasen; dass sie dies aber nicht sind, lehrt die directe Beobachtung, denn im Augenblick der Sprengung der Membran sieht man den Inhalt als eine homogene, in Wasser zerfliessende Masse austreten. Die Köpfchen lösen sich auch hier von selbst von der Nährpflanze, und zwar unzweifelhaft vermittelst des Cystenmechanismus in einer ähnlichen Weise wie bei Ravenelia sessilis. —

Bevor wir zu den noch übrigen Quellungserscheinungen ganz anderer Art übergehen, mögen noch folgende allgemeine Bemerkungen am Platze sein. Alle Arten, deren Teleutosporen hinfällige Stiele haben, sind an allen Theilen ihrer Sporenmembran gleichmässig dunkel gefärbt — natürlich, da jede Seite der Spore den Witterungseinflüssen in gleicher Weise ausgesetzt wird. Diejenigen Arten, deren Sporen in festen, nicht verstäubenden Polstern auftreten, sind in der weitaus grösseren Mehrzahl der Fälle am Scheitel durch dunklere Färbung gegen meteorologische Einflüsse besser geschützt, als die heller gefärbte Basis der Sporen. Alle oben genannten Arten schliessen sich durch ihre gleichmässige Sporenfärbung der ersten Gruppe an, obgleich die Stiele mit der Spore verbunden bleiben. —

Man wird bemerkt haben, dass fast alle hier aufgeführten Arten in wärmeren Ländern vorkommen. Eine Ausnahme bilden die Arten der Gattung Phragmidium. Indessen bevorzugen die Nährpflanzen der hier in Betracht kommenden Arten, die Rosa- und Rubussträucher, auch sonnige, trockene Hügel, und es ist sonach wahrscheinlich, dass die geschilderten Erscheinungen eine Anpassung an klimatische Verhältnisse darstellen. —

Es giebt nun noch eine ziemlich geringe Anzahl von Arten, deren Stiele in Wasser erheblich aufquellen, bei denen aber diese Eigenschaft nicht zur Lostrennung der Sporen von der Nährpflanze führt. Diese sollen nun noch besprochen werden.

Puccinia ferruginea Lév. (= Pucc. Kraussiana Cke.), eine am Cap der guten Hoffnung auf Smilax Kraussiana vorkommende Art, hat lange, gelbbraune Stiele, die in Wasser oft fast bis zu derselben Breite aufquellen, welche die Sporen besitzen. Eine Sprengung der Membran findet dabei nicht statt, und die Stiele selbst bleiben der Nährpflanze fest angeheftet. Es bildet demgemäss diese Art feste Polster. Ganz ebenso verhält sich in jeder Hinsicht die ihr ähnliche Puccinia Prainiana Barcl., die im Himalaya auf Smilax aspera vorkommt. Die quellungsfähige Masse füllt bei diesen Arten den grösseren Theil des Stiellumens aus. Etwas weniger stark ist die Quellungsfähigkeit der Stiele der sonderbaren Chrysopsora Gynoxidis Lagerh., einer in den Anden von Ecuador durch v. Lagerheim entdeckten Uredinee. Diese Stiele sind bis 450 μ lang und flach bandförmig. Ein dünner Wandbeleg im Innern ruft bei Wasserzutritt die Quellungserscheinung hervor. Nach v. Lagerheim's Angabe (Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1891, S. 346) verschleimt auch die Sporenmembran leicht.

Endlich sind als bekannteste hierher gehörige Beispiele die Arten der Gattung Gymnosporangium zu nennen. Die Stiele derselben haben bekanntlich bei geringer Breite eine ausserordentlich grosse Länge. Sie sind innen ganz erfüllt von der in Wasser quellenden Substanz. An den gequollenen Stielen hebt sich keine dichtere Aussenmembran von dem Inhalte ab, die Stiele erscheinen bis auf einen nur mitunter sichtbaren centralen Strang homogen. In Folge der Quellung schwellen Sporenpolster, die vorher eingetrocknet waren, erheblich auf, während umgekehrt das Trocknen dieser Pilze eine bedeutende Volumenverminderung herbeiführt. Bei

manchen Arten, wie z. B. Gymnosporangium Sabinae (Dicks.), ist der Quellungsvorgang auf eine Verlängerung und Dickenzunahme der Stiele beschränkt; bei einigen anderen, von denen G. juniperinum (L.) das bekannteste Beispiel ist, tritt noch eine andere Erscheinung hinzu. Man findet hier zweierlei Sporenlager: die einen sind braun, polsterförmig und verhältnissmässig derb, die anderen sind goldgelb, von verschiedener Gestalt, aufgeblasen, knollenförmig, oft gehirnartig gekräuselt und von gallertartiger Beschaffenheit. In den erstgenannten Lagern findet man nur gestielte Sporen mit dunkelbrauner Membran, in den letztgenannten aber beobachtet man in eine homogene Gallertmasse eingebettet Sporen mit farbloser Membran, die meist bereits in ihre beiden Zellen zerfallen sind. Es sind hier nicht nur die Stiele, sondern es ist auch die äussere Schicht der Sporenmembran in Schleim umgewandelt. In diesen Gallertklumpen findet man aber an der Oberfläche auch Sporen der anderen Form, also mit dunklen Membranen, und diese werden stets von ihren noch unverquollenen Stielen getragen, auch wenn sie bereits durch Promyceliumbildung entleert sind. Vielleicht gehen die Lager der zweiten Art aus denen der ersten hervor durch späteres Hinzukommen der hellen Sporenform, deren Stiele und Sporenmembranen eben durch ein weit stärkeres Quellungsvermögen ausgezeichnet sind.

Obwohl nun hier die Sporen der zweiten Form durch die Quellung von der Nährpflanze losgetrennt werden, wird gleichwohl dadurch ihre Verbreitung nicht erleichtert, da sie ja in einen Schleimklumpen eingebettet sind. Die biologische Bedeutung dieser Quellungserscheinung ist also bei den Gymnosporangien eine ganz andere als bei den Arten, die sich durch die besondere Beschaffenheit ihrer Stiele vom Nährsubstrate lösen. Die Stielmassen der Gymnosporangien, resp. die aus ihnen hervorgegangenen Gallertmassen sind Wasserspeicher, die aus dem Wasserdampf der Luft, namentlich aber aus den atmosphärischen Niederschlägen sich mit Wasser versorgen und die dieses Wasser wenigstens einige Zeit festhalten. Es wird dadurch die Keimung der Sporen, die bei den Gymnosporangien bekanntermassen alsbald nach der Sporenreife eintritt, gesichert. Dieselbe Erklärung ist wahrscheinlich auch für Chrysopsora und die beiden Smilax-Puccinien zutreffend, denn auch bei ihnen sind die Teleutosporen sofort keimfähig, obwohl wenigstens die letzteren auch noch andere Sporenformen besitzen. Aus dem Umstande, dass bei

Gymnosporangium durch die angegebene Erscheinung die Keimung gesichert ist, ist sicherlich auch das stets reichliche Vorkommen und die weite Verbreitung ihrer Aecidien zu erklären. Bei anderen heteröcischen Arten ohne eine solche Anpassung wird bekanntlich die Reichlichkeit der Aecidienbildung durch die Witterung sehr beeinflusst, so dass man gute und schlechte Aecidienjahre unterscheiden kann, je nachdem die Witterung im Frühjahr feucht oder trocken war.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Phragmidium Rubi Idaei. *a* trocken, *b* in Wasser. Vergr. 400.

Fig. 2. Puccinia Steudneri (Uropyxis St. Magn.). *a* und *b* beide in Wasser. Vergr. 500.

Fig. 3. Puccinia insueta. Vergr. 400.

Fig. 4. Uromyces Ipomeae. Vergr. 400.

Fig. 5. Puccinia Lycii. *a* trocken, *b* in Wasser. Vergr. 500,

Fig. 6. Puccinia afra. *a* trocken, *b* in Wasser. Vergr. 500.

Fig. 7. Puccinia Naumanniana (Uropyxis N. Magn.). Vergr. 500.

Fig. 8. Uromyces Pazschkeanus. *a* trocken, *b* in Wasser. Vergr. 400.

Fig. 9. Uromyces Terebinthi. Vergr, 400.

Fig. 10. Uromyces Barbeyanus. Vergr. 400.

Fig. 11. Puccinia lateripes auf Ruellia strepens. Vergr. 500.

Fig. 12. Puccinia appendiculata (aus Ecuador). Vergr. 500. In Fig. 12b ist die Spore so gezeichnet, wie sie trocken erscheint.

Fig. 13. Ravenelia sessilis. Köpfchen von der Unterseite, trocken. Vergr. 400.

Fig. 14. Ravenelia epiphylla. Köpfchen von der Seite gesehen, trocken. Vergr. 400.

Beiträge zur Kenntniss der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes.

Von

M. Küstenmacher.

Mit Tafel V—X.

Einleitung.

Die mit dem Namen „Gallen" bezeichneten Auswüchse oder Anschwellungen sind im Pflanzenreiche sehr verbreitet.

Bei höher organisirten Thieren versteht man unter „Galle" die normale Gallenblase, deren Form wohl nur dazu beigetragen hat, andere Auswüchse der Thiere, z. B. an den Schenkeln etc. der Pferde die elastisch gespannten, rundlichen Anschwellungen von bestimmt abgegrenzter Form im Verlaufe der Sehnen, mit diesem Namen zu belegen, während bei niederen Thieren, z. B. Corallen[1]), eher den Pflanzengallen ähnliche Bildungen auftreten. Auch in Muscheln zeigen sich ähnliche Bildungen, wie z. B. die Perlen in der Meleagrina, mit dem Unterschiede, dass hier der Wirth für seinen Gast einen Sarg, während die Pflanze für ihren Schützling eine mit allem Comfort ausgestattete Wohnung spendet[2]).

Der Name Galle (lat. galla) für die bekannten Pflanzenauswüchse findet sich schon in der Naturgeschichte des Plinius.

---

1) Beyerinck: Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen, S. 1: Selbst die Corallen im Meere tragen einige Gallen, welche gewissen Crustaceen zur Wohnung, nicht aber, wie die pflanzlichen Gallen, ihren Bewohnern zugleich zur Nahrung dienen.

2) Die Entstehung der Riesenzellen durch den Tuberkelbacillus zeigt auch eine gewisse Aehnlichkeit.

Im Pflanzenreiche verstehen wir unter „Gallen" jede krankhafte Neubildung, Verdickung und verdickte Verkrüppelung, wenn sie von Insecten und deren Brut, Arachniden oder Pilzen u. s. w., an lebenden Pflanzen erzeugt und bewohnt werden.

Wie die Gallenbildungen an niederen Thieren schon den Pflanzengallen ähnliche Bildungen zeigen, sind die letzteren fast auf die Phanerogamen beschränkt, so dass bei den Gefässkryptogamen nur wenige Gallen auftreten.

An den Moosen und Algen sind Gallen selten vorhanden. Die Pilze schliessen sich wieder den Thieren an und erzeugen auf höher organisirten Pflanzen die Mycocecidien.

Die Cynipidengalle, als ausgeprägte Form einer Pflanzengalle, ist in vielen Fällen eine Hohlkugel, deren innerer Raum von der Larve bewohnt wird.

Diese aus Pflanzengeweben bestehende und mit pflanzlichen Nährstoffen mehr oder weniger in ihren Zellen erfüllte Kugel lässt zwei, häufiger drei concentrische Gewebeschichten erkennen, denen in ebenfalls concentrischen Zonen die Inhaltsstoffe eingelagert sind:

1. Die parenchymatische Aussenschicht mit der Epidermis, welche wegen des Gerbstoffgehaltes — Gerbstoffschicht — genannt wird.

Die Zellen sind meist radial, zur Larve strahlig gestreckt. Einlaufende Gefässbündel bewirken in benachbarten Zellen eine Streckung derselben in der Richtung des Gefässbündels, besonders aber in den Zellen, zwischen welchen sie enden (Taf. V, Fig. 6).

2. Die häufig vorhandene Hartschicht oder Schutzschicht Frank's, couche protectrice Lacaze-Duthiers', welche aus Tüpfelparenchym oder ausgeprägten Sklereiden besteht. Die Zellen dieser Schicht sind häufig tangential zur Larve gestreckt.

3. Die Innenschicht oder Nährschicht, couche alimentaire Lacaze-Duthiers', besteht aus dünnwandigen Parenchymzellen, welche meist grosse Tüpfel zeigen und mit einer Emulsion aus Oel, Zuckerlösung[1]) und Eiweiss erfüllt sind. Diese Zellen stehen meist nur in losem Zusammenhang und eine radiale Streckung tritt häufig bei der innersten Zellreihe auf (Taf. IX, Fig. 37C).

---

1) Stärke ist nur in den äussersten Zellschichten vorhanden und kommt nur bei niederen Gallen zum kleinen Theil bis in die Nährhaare.

Wenn die Gallen einer Art auch scharf nach einem Plan gebaut sind und sogar in den Inhaltsstoffen, in der Menge derselben etc. sehr übereinstimmen, so sind die Gallen, welche die verschiedenen Thiere und Pilze, selbst die wechselnde Generation derselben Gallwespe[1]) hervorbringen, so verschieden, dass ein einheitlicher Bau nicht angegeben werden kann, und ich verweise deshalb auf das spätere Capitel: „Das Auftreten des Gerbstoffes in den Gallenbildungen", da ich daselbst die einzelnen Gallenformen berühren musste.

Alle Pflanzengallen haben miteinander gemein:

1. Dass pflanzliche Gewebe gebildet werden, welche thierische Embryonen oder Pilzsporen einschliessen, oder dass vorhandene Gewebsschichten zur Deckung benutzt werden.

2. Dass diese Gewebsschichten (Gallwandung etc.) eine Nährschicht bilden.

Diese Nährschicht bildet aus den dem Embryo naheliegenden inneren Epidermiszellen lose, nach innen vorspringende Zellen oder schlauchartige, oder papillöse, lange Nährhaare (Taf. X, Fig. 42, 43, 44) oder diese Zellen besitzen nur Tüpfel (vergl. Cecidomyia Tiliae), aus welchen die Zuckernahrung resp. Eiweiss, Zucker, Oel austritt. Bei den Mycocecidien bildet sich kein besonderes Nährorgan aus, da die Pilzhyphen die Leitung der Nährstoffe aus der Galle zu ihren Organen besorgen.

Speichert ein Pflanzentheil bei Annäherung eines sich entwickelnden thierischen Eies oder Embryos oder vieler Embryonen oder Pilzsporen an einer begrenzten Stelle — Stärke —, so nennen wir die Stelle mit den vielleicht daraus (Gallenboden) hervorgehenden Organen eine — Galle —.

Es sind die Gerbstoffe im Leben der Galle nicht das am meisten Wesentliche. Wenn auch dieselben zur Speicherung der Stärke unentbehrlich sind[2]), so giebt es doch viele Frühjahrsgallen, z. B. Tricolor-, Baccarum-Galle, aus welchen die Gerbstoffe alsbald wieder abgeleitet werden. Häufig sind auch besondere Organe vorhanden, welche den Gerbstoff mit der Luft in Berührung bringen, ihn als Phlobaphen ablagern und so aus dem Stoffwechsel der Pflanze

---

1) Adler, „Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen", Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 1881, p. 151.

2) Vergl.: H. Möller, Greifswald 1887. Weitere Mittheil. und die Bedeutung der Gerbsäure für den Stoffwechsel in der Pflanze. Und Schluss d. W.

bringen. Z. B. an der Ostreus-Galle die Schuppen, an der Réaumuri-Galle die Trichome und bei der Kollari- und Ferruginea-Galle das ganze äussere Parenchym mit den Trichomen, welches als brauner Filz abgeworfen wird (Taf. VII, Fig. 26 A). Da die Galle vorhanden ist, um den ihr angehörenden thierischen Embryo zu ernähren und hierbei der Tanningehalt nicht zur Verwendung kommt, so ist derselbe, obwohl er uns viele Gallen werthvoll macht, für die Galle selbst nur von untergeordneter Bedeutung.

I. Negative Versuche zur Hervorbringung eines Gallenreizes.

Von den Erfahrungen ausgehend, welche man mit der Teichmuschel machte, die durch Einführung von Senfkörnern ähnliche Bildungen erzeugte wie die Perlmuschel bei Einwanderung des Schmarotzers und nach dem Satze Darwin's[1]) — „Nevertheless all living things have much in common —, in their chemical composition, their cellular structure, their laws of growth, and their liability to injurious influences. We see this even in so trifling a fact as that the same poison often similarly affects plants and animals, or that the poison secreted by the gallfly produces monstrous growths on the wild rose or oak tree" — wandte ich zu meinen Versuchen an:

1. Ameisensäure, Essigsäure, Cantharidentinctur, Crotonöl, Senföl, Milchsäure.

2. Substanzen, welche äusserlich auf animale Gewebe entgegengesetzt wirken, als: Jodkalium, Jod, Bleiacetat.

3. Andere organische Stoffe: Schweiss, Eiweiss, Hefe, Zucker.

Ich stach die Mittelrippe des Blattes oder den jungen Spross der Eiche mit einer zarten Hornnadel an, liess dann aus den Glascapillaren die Substanzen in verschiedenen Verdünnungen einfliessen, fügte ein kleines Theilchen eines zerschnittenen schwarzen Senfkornes ein und deckte die Wundstelle mit einem signirten Heftpflaster.

---

1) On the Origin of Species, 5th Ed., 1869, p. 572.

Der Erfolg befriedigte mich durchaus nicht, da ich nur bei No. 3 etwas grössere Callusbildung beobachten konnte. Wie die Wirkung eines auf ein Blatt aufgelegten Stückchens Senfpflaster, welches das bedeckte Gewebe bald zum Absterben bringt, war auch diejenige meiner vermeintlichen Reizmittel, welche sogar eine Callusbildung verhinderten. Ebenso negativ verliefen die Versuche, welche ich auf Rose und Schwarzpappel machte, in welche Blattwespen ihre Eier gewöhnlich zweireihig, bei der Rose in das Cambium junger Sprosse, bei der Schwarzpappel in die Blattstiele legen, durch Einführung von besagten Stoffen. Nach den von Beyerinck[1]) bei Nematus-Gallen der Weide angestellten Untersuchungen bewirkt das Mutterthier, welches beim Eierlegen von dem Inhalte der Giftblase in die Wundstelle ergiesst, die Galle, während derselbe Forscher bei Cynipiden-Gallen[2]) nachwies, dass das Ei resp. die Larve die Galle erzeugt und der Inhalt der Giftblase meist nur als Kittmasse der Eier untereinander oder an die Pflanze Verwendung findet[3]).

Beyerinck[4]) hat selbst mit dem Blaseninhalte von Nematus viminalis Injectionen in die jungen Blätter von Salix purpurea gemacht, ohne dass Nematus-Gallen entstanden wären.

An ein Entstehen der Gallen durch die Bewegungen des Thieres kann ebensowenig gedacht werden, da in derselben Pflanze, welche Gallen trägt, häufig noch viele andere Thiere vorhanden sind, welche weder durch ihren Frass, noch durch ihre Bewegungen oder auch durch ihre Abgangsstoffe das Entstehen einer Galle bewirken und überdies sind wenigstens die Cynipiden-Larven recht träge Geschöpfe, unter welchen ich nur eine, die S-förmig gekrümmten Larven der Orthospinae-Galle fand, vorausgesetzt, dass dieselben keine Inquilinen- oder Parasiten-Larven waren, welche bei drohender Gefahr mit der freien Körperhälfte fibrirten.

Versuche, welche ich in dieser Richtung anstellte, z. B. befestigte ich lebende Fliegen und Spinnen über Blättern, welche sie nur mit den Füssen berühren konnten, hatten ebenfalls ein negatives

---

1) Botanische Zeitung 1888, No. 1 u. 2.

2) Beyerinck, Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipiden-Gallen, Amsterdam 1882.

3) Daselbst S. 164. An den Rhodites-Eiern ist die „Kittmasse" schon in den Ovarien vorhanden.

4) Bot. Zeit. 1888, S. 6.

Resultat, da höchstens eine Drehung des Blattstiels bemerkt werden konnte.

Durch meine Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte einiger Gallen (siehe später) sowie durch die mit Beyerinck's Untersuchungen übereinstimmenden Resultate war ich überzeugt, dass zur Gallenbildung kein Stich und wie wohl immer angenommen wurde, der Reiz (?) des Stiches die Ursache zur Bildung der Galle, nöthig ist, sondern dass das Ei resp. die Larven der Thiere und die sich bildenden Sporen der Pilze die Entstehung der Galle bewirken.

Ob nun die physische Kraft, welche die Form der Galle bedingt (die Masse selbst liefert die Pflanze), direct von dem Ei resp. der Larve ausgeht oder erst durch irgendwelche Substanzen [Wuchsenzyme[1]) etc.] übertragen wird, ist schwierig zu entscheiden. Es ist jedoch unzweifelhaft, dass chemische Einflüsse einen Organismus nie zu einer bestimmten Form umbilden können.

Zwar reagirt das Nährgewebe der Cynipiden-Gallen deutlich alkalisch und das äussere, die Gerbstoffschicht, sauer, jedoch zeigten mir Versuche an lebenden Pflanzen, denen ich in Hülsen eingeschlossenes Ammoniumcarbonat einbrachte, nicht die geringste gewünschte Aenderung.

Da nicht allein die Gallwespen, sondern auch die Larven eigenartig riechen (z. B. riechen die Larven der:

Malpighi-Wespe seifenartig, nach alter Semmel und ranzig;
Laeviusculus-Wespe säuerlich, apfelartig, etwas ranzig;
Divisa-Wespe etwas ranzig;
Disticha-Wespe stark ranzig;
Réaumuri-Wespe säuerlich angenehm, wie etwas verdorbener Rothwein;
Folii-Wespe wie Weizenmehl und dabei pflaumenartig;
Rosae-Wespe wie etwas erhitztes Wachs und zugleich pflaumenartig, süsslich-säuerlich;
Eglanteriae-Wespe süsslich-säuerlich nach Backpflaumen;
Rosarum-Wespe wie geschnittene, grüne Bohnen),

so könnte dieser Geruch von Abscheidungsproducten bestimmter Bakterien herrühren. Bei meinen Untersuchungen habe ich aber dergleichen nicht in der Galle finden können, und in lebende Pflanzen

---

1) Beyerinck, Bot. Zeit. 1888, No. 2.

eingeimpfte Reinkulturen von den verschiedensten Bakterien brachten nur, wie No. 3, stärkere Calluswucherung hervor.

Weder gasförmige, flüssige, noch feste, leblose Substanzen sind im Stande, eine derartige Wirkung hervorzubringen, und es bleibt nur noch übrig, dass von dem sich entwickelnden Ei und dem Embryo ein Einfluss von gewisser Tragweite ausgeübt wird, welcher die Modification des Gewebes veranlasst.

Wir stehen hier vor einem ähnlichen Räthsel wie vor dem der Fruchtbildung, bei welcher der sich entwickelnde pflanzliche Embryo die Ausbildung der sämmtlichen noch zur Frucht gehörigen Theile bewirkt.

In dieser Richtung stellte ich verschiedentlich Versuche an und brachte die mir zugänglichen, möglichst winzigen Eier von Insecten und Spinnen in die Frühjahrsknospen von Bäumen und in saftige Stengel der verschiedensten Pflanzen, ohne dass die Versuche ein verwerthbares Resultat gegeben hätten. Die Eier wurden meist wieder ausgeworfen oder blieben zwischen vertrocknetem Parenchym liegen. Gallwespeneier standen mir noch nicht in grösserer Menge zur Verfügung.

Die Arbeit der Wespen lässt sich nur sehr grob nachahmen und die Wunde vor Verunreinigungen schlecht schützen.

Die flüssigen, von der Larve ausgeschiedenen Stoffe werden von dem pflanzlichen Gewebe absorbirt und wahrscheinlich als Nährstoff verwendet.

Eine alleinige Wirkung dieses vielleicht sehr nahrhaften Materials auf die Pflanze könnte wohl ein vorhandenes Gewebe recht kräftig entwickeln, aber niemals eine Formänderung in dem Maasse bewirken, wie es bei den Cynipiden-Gallen der Fall ist.

Da grösseren Larven derselben Species auch grössere Gallen entsprechen, so könnte man dies auf die gegenseitige Ernährung zurückführen. Ebenso ist diese Annahme aus dem geringen Nachtheil, den die Pflanzen, welche voller Gallen hängen, in der Ernährung zeigen, berechtigt.

Leichter gelingt es schon die Gallenentwickelung zu stören und aufzuheben. Es ist nur nöthig, die Larve vor vollständiger Ausbildung der Galle zu tödten. Ebenso wird ihre Ausbildung durch Parasiten[1]) (Ichneumoniden etc.), welche die Gallenwandung mit

1) Beyerinck, Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipiden-Gallen, Amsterdam 1882, S. 14.

ihrer langen Legeröhre durchbohren und ihre Eier an den Larven ablegen, verhindert, wenn die Gallen sich noch in jüngeren Stadien befinden. Durch Herausnehmen der Eier aus dem Glechoma-Spross, oder auch durch häufiges Ueberspritzen mit Wasser sowie nur durch Oeffnung der Triebknospen, in welche Eier von Aulax Glechomae abgelegt waren, wurde eine Gallenbildung verhindert.

Stört man die Wasserzufuhr der Pflanze, so geht die Galle, aber stets noch eher andere Theile der Pflanze (darüber hinausgehende Sprosse, benachbarte Blätter u. s. w.) zu Grunde, da nach den Gallen hin der Hadromtheil fast durchweg verstärkt ist. Der Mittelnerv des Ulmenblattes, welches mehrere Gallen von Schizoneura compressa trägt, zeigt dies sehr deutlich. Ebenso ist das frühere Gelbwerden der mit Gallen behafteten Blätter der Eiche hierauf zurückzuführen.

Bei Ansiedelung von Phyloxera coccinea auf den Blättern unterbleibt in nächster Nähe ebenfalls die Gallenbildung, während man häufig an schon entwickelten Gallen (Callidoma-Galle) Blattläuse in ganzen Schaaren trifft, welche nur das Wachsthum der Galle etwas zurückhalten.

II. Entwickelungs-Geschichte einiger Gallen.

Ueber die Entwickelung von Gallen finden sich Angaben von Thomas in: Hallische Zeitschrift f. d. gesammte Naturwissenschaft.

Von Frank in seinem Handbuche: Die Krankheiten der Pflanzen.

Die Arbeit von Beyerinck: „Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen“ enthält die Entwickelungsgeschichte der Gallen von Aulax hieracii, Teras terminalis, Spathegaster baccarum, Dryophanta folii, Spathegaster taschenbergi, Trigonaspis megaptera, Cynips kollari und Rhodites orthospinae.

Auf unseren häufigeren wilden Rosenarten fand ich folgende Rhodites-Gallen:

1. Rhodites Rosae L. auf Rosa canina.
2. Rhod. orthospinae, Beyerinck auf Rosa rubiginosa.
3. Rhod. spinosissimae Gir. auf Rosa canina.

4. Rhod. rosarum Gir. auf Rosa canina, tomentosa und rubiginosa.
5. Rhod. eglanteriae Hart. auf Rosa canina.

Die Rosarum-Galle (bis 6 mm Durchmesser in der Breite und 5 mm in der Höhe), welche sich von der Eglanteriae-Galle durch das Fehlen der Schutzschicht unterscheidet, habe ich entweder als vollständig runde Kugeln gefunden und dann waren dieselben äusserlich nicht von der Eglanteriae-Galle zu unterscheiden, da sie selbst die von der Narbe[1]) zum Fuss[2]) gehende, durch die Gefässbündel erzeugte Zeichnung besassen. Die Eglanteriae-Gallen desselben Rosenstrauches sind grösstentheils dunkler und mehr roth gefärbt, sowie meist der Kugelgestalt näher als die Rosarum-Galle.

Eine zweite Form war von der Narbe zum Fuss mehr oder weniger platt gedrückt oder die Gallenwandung ungleichmässig ausgebeult.

Die dritte Form auf der äusseren Fruchthülle von Rosa rubiginosa hatte auf der ganzen Oberfläche gedrängt kopfige, vielzellige Trichome bis 0,8 mm Länge, denen der Rosa rubiginosa ähnlich, ohne dass gerade diese Fruchthülle solche besass. Da diese Rose mehr von den Wespen gemieden wird, findet man diese Gallen seltener.

Die vierte Form fand ich auf Rosa tomentosa mehr oder weniger mit einzelligen Haaren besetzt.

Die Gallen der Rosa tomentosa waren hellgrünlich weiss, kamen an allen grünen Theilen der Pflanze vor, während diejenigen der Rosa canina dunkeler gefärbt und mehr oder weniger roth angelaufen waren. Die Eglanteriae-Galle kam auf Rosa tomentosa nicht vor, trotzdem viele in der Gegend auf Rosa canina zu finden waren.

Vergeblich habe ich auch solche Rosarum-Gallen gesucht, welche Spitzen oder Hörnchen besitzen.

Diejenigen Gallen, welche ich wegen der Schutzschicht als Eglanteriae-Gallen ansah, waren, wie schon erwähnt, meistens

1) Frank, Krankheiten der Pflanzen, S. 766. — Vernarbungsgewebe. — Narbe der Galle ist die Stelle, an welcher sich das Kammerloch schliesst — Beyerinck, S. 74. —

2) Der Theil der ausgewachsenen Galle, welcher noch in der Ebene der Wirthspflanze liegt und durch verbogene Gefässbündel leicht zu erkennen ist.

kugelrund, blieben wenig kleiner als die Rosarum-Galle, sind an der Oberfläche glatt und messen bis 5 mm im Durchmesser.

Eine zweite Form, welche mir auf den Rüdersdorfer Kalkbergen nicht in die Hand gekommen war, fand ich vor Wittenberg am Luthersbrunnen auf Rosa canina. Dieselben waren mit 4—6 pyramidalen Stacheln versehen von 1,0—1,5 mm Länge und einem Durchmesser von 0,8 mm an der Basis. Die Gallen für sich hatten eine Grösse von 3,7—4 mm im Durchmesser. Die Spitzen waren aus dem Rindenparenchym gebildet, über welche sich die Epidermis wie an anderen Stellen hinzog. Die Schutzschicht war durch die Spitzen nicht beeinträchtigt und bildet, wie bei den spitzenlosen Gallen, eine Hohlkugel.

Eine dritte Form an Rosa canina war bedeutend grösser (6,8 mm im Durchmesser), ungleich gewölbt und schloss innerhalb der Schutzschicht 8—12 Larvenkammern, welche ebenfalls durch etwas dünnwandigere Schutzschichten getrennt waren, ein. In der Mitte blieb ein Hohlraum mit nach innen vorspringenden Wölbungen. Da diese zusammengesetzte Galle aus einer Eglanteriae-Galle durch Einwanderung von Aulax caninae entstanden sein soll[1]), dieselbe bedeutend grösser wird, als die ursprüngliche und neue Schutzschichten gebildet werden, so müssen die eingewanderten Thiere, hier also Aulax caninae als Gallenbildner angesehen werden.

Endlich eine vierte Form wie vorige, aber mit Spitzen, wie die zweite Form, ebenfalls auf Rosa canina.

Die Gallen von Rhodites Rosae, orthospinae und spinosissimae unterscheiden sich von vorigen und von Rhod. centifoliae, welche ich nirgends finden konnte, dadurch, dass sie als Anschwellungen der betreffenden Theile der Rose erscheinen.

Die Spinosissimae-Galle befindet sich häufig als einfache und zusammengesetzte Galle an oder bei der Mittelrippe der Fiederblätter und tritt auf beiden Seiten mehr oder weniger convex hervor.

Das Blättchen bleibt dadurch häufig nach seiner Oberseite hin etwas gefaltet und die Galle kommt mehr auf der Unterseite hervor.

Alsdann ist die Oberseite der Galle wie die Nematusgalle auf Salix aurita oben manchmal flach. Häufig wird auch ein ganzes

1) A. Schenk, Nassauische Cynipiden, S. 29.

Fiederblättchen mit Ausnahme des Randes in Anspruch genommen. An den Blattstielen, sowohl an dem gemeinsamen Blattstiel, wie an denen der Fiederblätter erscheint sie als spindelförmige Auftreibung. An den Kelchzipfeln kommt sie als wulstige Verdickung vor. Die Oberfläche ist selten mit Anhangsorganen versehen.

Meist grösser als die Gebilde der letzten Galle sind diejenigen von Rhod. Rosae und orthospinae, welche schon seltener als Einzelgallen auf Blättern vorkommen und meist einen ganzen Trieb zur Gallenbildung verbrauchen.

Häufig ist nur eine Kelchpartie, oder ein oder mehrere Früchte zur Galle umgebildet, welche dann mehr oder weniger noch die verkümmerten Samen enthalten. Die anfangs kleinen fleischigen und dann noch abgerundeten Höcker der Rosae-Galle wachsen bald zu langen, an Länge die Galle bald mehrfach übersteigenden, gefiederten Fäden aus, welche nach Beyerinck[1]) umgewandelte Blätter sind, während die Orthospinae-Galle einige Millimeter lange Dornen behält, welche häufig, den Blatträndern entsprechend, kammförmig angeordnet sind.

Sowohl bei der Rosae- wie bei der Orthospinae-Galle bleiben häufig verzerrte Blattränder übrig. Wie wir vorhin verschiedene morphologische Eigenthümlichkeiten der Rosarum-Galle auf den verschiedenen Rosenarten kennen lernten, so verhält es sich auch mit den letzteren. Was für Rosa canina die Rosae-Galle, ist für Rosa rubiginosa und verwandte Arten die Orthospinae-Galle. Im Inneren stimmen sie vollständig überein.

In der Entwickelungsgeschichte zeigen unsere Rosengallen, wie die übrigen Cynipidengallen zwei Arten. Entweder werden die Eier an die Oberfläche des jungen Gewebes gelegt, wie dieses bei Rhod. Rosae, orthospinae[2]) und wahrscheinlich auch bei spinosissimae der Fall ist oder die Wespe sticht durch das äussere Gewebe und legt die Eier innerhalb ab und dazu gehören Rhod. rosarum, eglanteriae, centifoliae. Im Allgemeinen lassen sich die Entstehungsweisen der Cynipidengallen, ob mit Verwundung oder ohne solche daran er-

---

1) Bot. Zeit. 1888, S. 10.

1) Beyerinck, Entwickelungsgeschichte, S. 164.

kennen, dass diejenigen, welche als Verdickung eines Seitenorgans auftreten, durch Eiablage an die Oberfläche schon differencirter Organe gebildet werden, während die freien Gallen — mit eigener Epidermis — durch innere Eiablage, also in einer Wunde entstehen, und zwar auch an bereits differencirten Gebilden.

Die Stengelgallen entstehen durch innere Eiablage, bleiben aber meist umschlossene Gallen. Auf Hieracium kommen die Aulax-Gallen in beiden Formen vor. An älteren Theilen als freie Gallen, mit eigener Epidermis, mehr oder weniger roth angelaufen und an jüngeren Stengeltheilen als umschlossene Galle, als Verdickung des Stengels. Bei der Eiablage an den Vegetationskegel entstehen stets freie Gallen, wenn Blätter und Blüthen noch nicht differencirt waren. Ein Stich wird hier häufig durch die äusseren Deckschuppen ausgeführt.

Bei allen Cynipidengallen haben wir das Gemeinsame, dass der Stich der Wespe, sei es nun durch eine oder mehrere Blattlagen oder durch die Epidermis und durch das äussere Parenchym des Blattes oder durch die Rinde der Stengel und Blattstiele, nur deshalb ausgeführt wird, um das Ei an bildungsfähiges Gewebe, an Meristem und das die Eigenschaften des Meristems in älteren Theilen der Pflanze besitzende Cambium niederzulegen.

Die Gallen derselben Art sind stets nach einem bestimmten Plan gebaut, ihr Ursprungsort hat keinen wesentlichen formgebenden Einfluss auf dieselben, während die verschiedensten Gallenformen auf derselben Pflanze auf gleichen Theilen prangen.

Die gestaltende Kraft der Pflanze wird durch die Gallenwirkung einer Species der Gallenthiere gleich stark, durch die verschiedenen Arten verschieden stark modificirt, so dass bei starkem Einflusse (Cynipidengallen) nichts von der Form übrig bleibt, zu welcher die Gewebemasse bestimmt war. Die secundären Gallen sind zwar selten, aber es zeigt die Galle auf einer anderen Galle, dass das umgebildete Gewebe in noch eingeschlossenen meristematischen Gewebepartien neuen Einwirkungen, wie das ursprüngliche der Pflanze, unterliegt. Die Modification des Galleneinflusses ist im veränderten Gewebe ziemlich beständig, so dass es sich entweder in der eingeleiteten Richtung weiter entwickelt oder abstirbt. Nur durch eine verstärkte Entwickelung der Pflanze (durch Düngung etc.) wird die Gallenwirkung zurückgedrängt. Aehnlich wie Gartenpflanzen

auf zu gutem Boden häufig vergrünte Blüthen zeigen (Clematis, Rosen u. s. w.) erhielt ich aus der Cecidomyia-Galle eines Euphorbium Cyparissias mitten heraus einen Zweig, nachdem ich die Larven getödtet hatte.

Die formbildende Kraft der Pflanze, welche in bestimmten Perioden immer wieder das Gleiche erzeugt, scheint in den schon differencirten Geweben in der ganzen Pflanze vorhanden zu sein und von hier aus auf die Meristeme zu wirken. Aeussere Einflüsse stärken und schwächen diese Kraft, so dass die Blütheperiode der Pflanzen ihre grösste Stärke zeigt.

1. Entwickelungsgeschichte der Eglanteriae-Galle [1]).

(Vergleiche Tafel V.)

Die Eglanteriae-Galle findet man den ganzen Sommer hindurch von Juni bis September in allen Stadien der Entwickelung. Auf die Unterschiede von der Rosarum-Galle habe ich oben hingewiesen und daselbst die äussere Form und Farbe vermerkt.

Zur Auffindung des ersten Stadiums der Galle gehört viel Geduld, da man Schnitte über Schnitte machen kann, ehe sich eine Stichstelle, welche aussen am Blatt nicht markirt ist, darunter befindet. Gut bekam ich solche Schnitte aus einer Fruchthülle, welche noch eine Rosarum-Galle trug. Ob der Stich oder die junge Galle, bevor sie die Schutzschicht zeigt, von einer Eglanteriae- oder Rosarum-Wespe herrührt, bleibt sich hier gleich, da sich die beiden Gallen in den ersten Entwickelungsstadien nicht unterscheiden lassen.

Der Stich war nicht ganz senkrecht zur Oberfläche, durch die Cuticula und durch 25 Zellschichten von parenchymatischem Gewebe geradlinig durch die äusseren Partien eines Gefässbündels hindurchgeführt. Mehrere darunterliegende Zellen waren in derselben Richtung noch verletzt, während sich die Intercellularräume in derselben Richtung bis zur inneren Wandung der Fruchthülle stark markirten und mit Luft erfüllt waren.

Das Ei, welches ich mehrmals zerschnitten hatte, war im oberen Theil des Gefässbündels abgelegt, so dass es sich ziemlich in der Mitte der ganzen Fruchtwand befand.

---

1) Abbildungen und Beschreibung der Rosengallen in: „Die europäischen Cynipiden-Gallen mit Ausschluss der auf Eichen vorkommenden Arten“ von G. Mayr.

Die Wespe hatte also einen tieferen Stich gemacht, alsdann erst die passendste Stelle aussondirt und daselbst das Ei abgelegt.

Die Bohrwunden, welche sich nicht schliessen, scheinen bei seichteren Stichen in die Blätter (wie Fig. 1, Taf. V zeigt) im Querdurchmesser häufig viel grösser zu sein als bei tiefen Stichen; jedoch habe ich bei Blättern auch solche gefunden, welche sich auf wenige Zellen erstreckten, aber stets bis an ein Gefässbündel reichten.

Vom Gefässbündel her, scheinbar aus dem Phloëmtheil, jedenfalls aber aus der Zone zwischen Phloëm und Xylem des Bündels ensteht ein sehr kleinzelliges Parenchym um die untere Hälfte des Eies, dessen Zellen in radialer Anordnung tangential zum Ei gestreckt sind.

Wenn auch die erste und ausgiebigste Zelltheilung (wie wir bei Fig. 1 u. 3, Taf. V sehen) in der Region des Gefässbündels stattfindet, so nehmen doch, da die Blätter noch im Wachsthum begriffen sind, sämmtliche übrigen parenchymatischen Zellen, welche die Wundwandung bilden, an der Zellbildung Theil. Es ist dies hauptsächlich das Schwammparenchym, weniger die Palissadenzellen und sogar die Epidermis, welche durch Zelltheilung Gallplastem[1]) bildet und so mit den von unten herauf geschobenen jungen Zellen eine Plastemmasse bildet, welche nach dem Schluss über dem Ei (Narbe) sich als Gallendach nach aussen wölbt und durch Zelltheilung in seiner eigenen Masse wächst. Alsbald differencirt sich eine Epidermis, welche sich weiter mit einer Cuticula bedeckt. Nimmt die Wundwandung nicht an der Neubildung von Zellen Theil, so sitzen die Gallen mit dem Fuss in einem Risse, wie wir dieses bei der Agama-, Divisa-, Disticha-, Longiventris-, Folii- und besonders auch bei der Ostreus-Galle der Eiche sehen können. Die nicht weiter fortgeschrittene Theilung der Epidermiszellen des Rosenblattes sieht man häufig noch nahe bei den ausgewachsenen Gallen (Fig. 3 u. 4, Taf. V).

Die eben aus dem Blattgewebe hervorwachsende Galle (Fig. 3, Taf. V) besitzt ein im Verticalschnitt halbmondförmiges Dach[2]) von gleichmässigen, plasmareichen Zellen, von denen die inneren grosslumiger, während die der freien Luft zugekehrten etwas kleinzelliger und starkwandiger sind und die Epidermis bilden.

1) Beyerinck, S. 38.
2) Freie Gallenwandung.

Die ganze Form der Galle ist die eines Kegels mit abgerundeter und verdickter Spitze, während die Basis sich weit unter der noch dreiviertel in der Blattmasse sitzenden Innenhöhle ausbreitet.

Die Ring-, Spiral-, Netz- und Treppengefässe verbiegen sich mehr oder weniger, und alsbald begleitet das junge Parenchym nach der Peripherie zu schon ein zartes Gefässbündel mit engen Ringgefässen, welche in Verbindung mit den schon vorhandenen stehen und von hier aus fortschreiten, jedoch noch nicht bis in den oberen Plastemwall, Gallplastem nennt Beyerinck[1]) dieses neugebildete Gewebe, welches sich um das Ei herumschiebt, um sich ungefähr in der Höhe der Blattepidermis über dem Ei zu schliessen (Fig. 2, Taf. V). An der Schlussstelle entsteht eine Narbe und da die sich treffenden Zellen sich häufig noch gegeneinander strecken, erheben sie sich aus der Ebene und bilden ein Spitzchen, welches an der reifen Galle dem Fusse gegenüberliegt.

Jetzt sieht man bei geeigneter Beleuchtung in der mittleren Region des Gallendaches sich einzelne sehr zarte Gefässbündel an die vorhin erwähnten des Fusses, welche wieder von den schon im Blatte vorhandenen ausgingen, anschliessen, und mit dem Auftreten der Gefässbündel differencirt sich zu gleicher Zeit die Schutzschicht, das zuerst noch zarte Tüpfelparenchym. Die fast gleichmässig im Gallenplastem enthaltene Gerbsäure wandert nach der Epidermis zu, während innerhalb und ausserhalb um die Schutzschicht Stärke auftritt, welche nach dem inneren Rande zur Gallhöhlung aufhört und hier der innersten Nährschicht, einem trübkörnigen, Eiweiss, Oel und Zucker führenden, dünnwandigen, ziemlich freizelligen Parenchym Platz macht.

Im Fuss der Galle macht sich während dieser Zeit die eingeleitete Zellbildung (Fig. 3, Taf. V) weiter bemerkbar und während sich von den Seiten und von unten das Plastem mehr und mehr nach dem Mittelpunkte des Eis vordrängt, wird dieses aus dem Gallenfuss allmählich in das Gallendach gehoben. Das nachdrängende Parenchym differencirt sich im Anschluss an das Gewebe des Gallendaches in Nähr- und Schutzschicht, lässt aber häufig grosszelliges Parenchym, besonders als mittleren Strang in der Schutzschicht übrig, so dass dieselbe nach dem Fuss zu nicht geschlossen er-

---

1) Beyerinck, Entwickelungsgeschichte, S. 38 u. 177.

scheint. Diese Stränge laufen in einen Parenchymknoten aus, welcher das frühere Bett des Eies einnimmt und ebenfalls aus grosszelligen, saftigen, farblosen, lockeren Parenchymzellen besteht.

Die im Innern entschlüpfte Larve, welche ihren Tisch reichlich gedeckt findet, beisst die inneren Zellen des Nahrungsgewebes, welche lose, von der Eiweiss-Zucker-Oel-Emulsion strotzend, hervorragen, an und saugt dieselben regelmässig ringsherum aus, während die sehr dünnen Wandungen schmal schlauchartig übrig bleiben.

Geringe Zelltheilung geschieht an der Grenze der Schutzschicht, an den Gefässbündeln, welche bei dieser Galle aus dem Fuss durch die Schutzschicht hindurch an der inneren Fläche derselben hinlaufen und zwischen derselben enden.

Ist die legitime Bewohnerin in den Puppenzustand übergegangen, so findet sich meist noch Nährgewebe in der Galle. Inquilinen machen sich durch eine starke Unordnung im Nährgewebe bemerkbar, denn während der rechtmässige Insasse die Zellen gleichmässig ringsherum ausschlürft, fressen die Inquilinen Löcher in dasselbe, wodurch die sonst stets vom Innenrande zurückbleibende Stärke auch in die inneren, Oel, Eiweiss und Zucker haltenden Zellen wandert. Selbst die Gefässbündel und Sklerenchymzellen werden von Inquilinen, wie auch bei vielen anderen Gallen die Rindenschicht, nicht verschont.

Die Schutz- wie die Rindenschicht wächst durch Zelltheilung, ohne dass man hier bestimmte Heerde, wie bei der kleinzelligeren Rosarum-Galle an den Gefässbündeln, bemerken könnte, gleichmässig durch meist zum Mittelpunkt der Galle radial gestellte Wände und tangentiale Streckung. Ebenso theilen sich auch die Epidermiszellen.

Die radialen Reihen der Zellen, welche man bei der jungen Folii-Galle oft in der Regelmässigkeit findet, dass der Anblick des mikroskopischen Bildes fast unangenehm ist, verschwindet bei der Eglanteriae-Galle mehr und mehr, da das bald verholzende Tüpfelparenchym (die Schutzschicht) grosszelliger bleibt als die Rindenschicht und die sich an die Gefässbündel anschliessenden langgestreckten Tüpfelzellen (Fig. 4, Taf. V) schief, in der Richtung des auslaufenden Bündels, unter die übrigen hineinragen.

Ist die Galle gereift und die Larve verpuppt, so lässt der Zu- und Abfluss des Saftes aus der Pflanze nach. Die Schutzschicht, welche sich oberhalb des Fusses nun meist vollständig geschlossen

hat, reicht hier ziemlich bis zur Höhe der Blattepidermis heran (Fig. 5, Taf. V). Die darunterliegende Parenchymschicht trocknet ab und wird schon vor dem Abfall der Galle durch Gelbfärbung markirt (Fig. 5x, Taf. V). Die Galle hängt jetzt nur noch an den trockenen Gefässbündeln, da das Parenchym sich durch das Austrocknen abschnürt, und bei der geringsten Berührung reissen auch diese und vielleicht noch mit einem Fäserchen, einem früheren Gefässbündel an der Fussnarbe, rollt die kugelrunde, schön rothbäckige Galle ihrem Ende zu.

2. Aulax Glechomae Hart.

Bei der Galle von Rhod. eglanteriae sahen wir, dass wirklich ein Stich der Gallenbildung vorausging und das sich entwickelnde Ei die Galle bewirkte, während die Larven in der schon halberwachsenen Galle ihre Nahrung fanden.

Anders ist es bei der Glechoma-Galle, welche man im Juni und Juli häufig und besonders auf feuchten Wiesen an Gräben und Teichen findet [1].

Die Glechoma-Wespe legt ihre Eier im Mai in die End- und Seitenknospen und auch an jugendliche Blüthenknospen, welches letztere ich in diesem Jahre häufiger beobachten konnte.

Der Bau der Triebknospen ist ein sehr einfacher. Jedes Blattpaar, welches sich später zu zwei gegenübersitzenden Blättern entwickelt, befindet sich in der Knospenlage aneinander geschlossen, indem die flache Oberseite des einen Blättchens diejenige des gegenüberliegenden vollständig deckt, so dass auch die im Jugendzustande noch in geringer Zahl vorhandenen Kerbungen genau aufeinander fallen. Das nächste Paar, welches zu den vorhergehenden im Kreuz steht, ist bei noch vorhandenem Schluss des älteren Paares sehr winzig und liegt dem Vegetationskegel sehr nahe.

---

1) Malpighii opera, London 1686, Fig. 24 zeigen die Abbildung der Galle. Er erwähnt daselbst auch das Vorkommen: „Nec solis arborum foliis familiaris est hujusmodi morbus; sed herbis etiam contingit et praecipue Hederae terrestri (24.) quae in montibus et collibus praesertim, enascitur. — Réaumur, Mem. p. servir à l'hist. d. Insect. III, Amsterdam 1838, Pl. XLII enthält ebenfalls Abbildungen der Galle; desgleichen: G. Mayr, Die europäischen Cynipiden-Gallen mit Ausschluss der auf Eichen vorkommenden Arten.

Durch den Spalt zwischen dem sich noch deckenden Blattpaare legt die Wespe gewöhnlich mehrere Eier von dem Blattrande nach der Basis des Blattes zu, welche besonders durch die Temperatur in ihrer Entwickelung beeinflusst werden. Wenn die Larven auskriechen, muss das Blattpaar noch geschlossen sein, und es bleibt weiterhin viel länger geschlossen als ein nicht mit Eiern besetztes.

Wenn die Larve dem Ei entschlüpft ist, hat das Blatt gewöhnlich erst vier Kerbungen, und man sieht noch nichts von Gallenbildung. Die Larve muss die erste Zeit ihres Lebens von ihrem Nahrungsdotter leben, denn es vergeht manchmal eine geraume Zeit, ehe die Bildung beginnt.

Die Larven liegen gestreckt der Mittelrippe ziemlich parallel von einander mehr oder weniger entfernt, fast ohne sich zu bewegen. Die gewaltsame Oeffnung zweier aneinander geschlossener Blättchen, was man natürlich ohne Mühe ausführen kann, nehmen die Thiere bald sehr übel und kriechen heraus; ob sie alsdann selbstthätig zwischen andere noch in Knospenlage befindliche Blätter kriechen können, um hier ungestört die Gallenwirkung abzuwarten, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, aber es ist höchst wahrscheinlich. Die beunruhigten und scheinbar sehr widerspenstigen Larven entfernten sich ebenso oft wieder aus den Knospen, in welche ich sie gesetzt hatte und lagen später vertrocknet auf dem Tisch in der Nähe der Pflanze. Eine derselben setzte ich in eine Höhlung einer künstlich hervorgebrachten Calluswucherung der Eiche und verstopfte den Zugang mit Fliesspapier. Eine Gallenbildung trat hier allerdings auch nicht ein, da das Thier bald abgestorben war; aber man könnte vielleicht durch ähnliche Versuche Gallen an beliebigen Theilen von Pflanzen erzeugen und so vielleicht sehen, wie weit die gestaltende Kraft, welche vom Gallenthier ausgeht, dieselbe der Pflanze modificirt.

In den Tagen des März 1892 hatte ich wiederholentlich meine Gallenkulturen im Garten des Herrn E. Berndt, Stettin, besichtigt und hatte am 30. März das Vergnügen, die Mehrzahl meiner Glechoma-Wespen auskriechen zu sehen. Es war Morgens 9 Uhr bei schönem Sonnenschein, nach einigen wärmeren Frühjahrstagen, als Hunderte der Wespen erschienen, auf den Beeten herumliefen und sich von noch anhangendem Staub und den Spänen reinigten, die sie selbst beim Zernagen ihres Wohnhäuschens gebildet hatten. Die

Gallen waren im vorhergehenden Sommer gewachsen und mit den Trieben der Glechoma zu Boden gekommen. Die neuen diesjährigen Sprosse waren schon fast fingerlang, in deren Schatten sie ruhten. Die Gerbstoffschicht war vermodert und nur die Gefässbündelstränge, und hin und wieder Stücke von der subepidermalen, an Gefässbündeln reichen Schicht darüber gespannt, sah man von der starrholzigen, sklerenchymatischen Schutzschicht strahlig hervorragen. Im Innern dieser graubraunen Gallenreste, von der Schutzschicht rings umschlossen, lagen zuvor im Winter die Wespen in ihrem Mumienzustande. Die Gallen müssen etwas feucht liegen, und das Auskriechen der Wespen ist auch an die Witterungsverhältnisse eng geknüpft, da bei zu grosser Trockenheit oder zu kalter Witterung das Erscheinen vieler Gallwespen um mehrere Wochen verspätet werden kann.

Aus der Schutzschicht nagen sich die Wespen heraus, indem sie, sich drehend, an einer Stelle ringsherum das in feuchtem Zustande etwas weichere, ähnlich den Nussschalen brüchige, verholzte Gewebe so abnagen, dass der Kopf und das Bruststück hindurchgeht. Zu diesem Zwecke probiren sie öfter die Weite des genagten Kanals und ziehen sich dann wiederum zurück, wenn die Weite noch nicht erreicht war, um weiter zu nagen. Das Herausnagen scheint eine ihrer ernstesten Arbeiten zu sein, da sie öfter kurze Zeit ausruhen und auch durch Bewegung des Kopfes die Späne zur Seite schieben müssen. Manchmal kommen sie nun gerade an solchen Stellen durch die Steinschale, an welchen die abgestorbenen Gefässbündel so dicht stehen und etwas verknittert sind, so dass sie dazwischen noch lange arbeiten müssen, ehe sie frei werden. Mehreren half ich deshalb mit dem Messer.

Ich sammelte sogleich ca. 20 Wespen und setzte sie unter eine Glasglocke, welche in einen Blumentopf gepflanzte Glechomapflänzchen deckte. Das Treiben war im Sonnenschein ein sehr lebhaftes, und bald fiel mir auf, dass einige Thiere einen dünneren Hinterleib besassen, welche ich alsbald als die Männchen erkannte. Sie liefen hin und her, berührten die Weibchen mit den Fühlern und setzten sich, diese weiter mit den Beinen streichelnd, auf deren Rücken und nach Verlauf von zwei Minuten war die Copula geschehen. Die Weibchen untersuchten nun die Glechomasprosse, und sobald eine Knospe für tauglich befunden wurde, setzten sie sich zwischen das

obere, eben geöffnete Blattpaar und stachen die Legescheide bald durch das eine, bald durch das gegenüberliegende Blättchen des nächst jüngeren, noch geschlossenen Blattpaares. Sie liefen so mehrere Male hin und her und legten etwas schief, nach oben sitzend, sich mit den Vorderbeinen am oberen Blattrande festhaltend, die Eier ab, so dass das Geschäft des Eierlegens ein paar Stunden nach dem Auskriechen beendet war.

Das Ei von Aulax Glechomae (Taf. VIII, Fig. 29), kurz nach dem Einlegen in die Knospe gesehen, hat einen langen Stiel *(b)*, welcher hohl ist und sich nach der Anheftungsstelle etwas verdickt. Hier sitzt ein Klümpchen Klebmasse *(a)* daran, womit die Eier an der Oberseite der noch jungen Blätter der Pflanze angekittet werden. Der meist etwas bogig oder auch spiralig gekrümmte Stiel trägt am anderen Ende das eigentliche Ei *(d)*, welches trüben Inhalt besitzt und durchscheinend weiss ist. Die Eihaut ist prall und spiegelglatt.

Da, wo der Stiel einmündet, waren in der trüben Masse zwei hellere, länglichrunde Flecke und dem Stiel ganz benachbart zeigten die Eier eine stumpfe, längere oder kürzere Spitze, so dass der Stiel etwas seitlich ausging. Dieser Spitze gegenüber verjüngt sich das Ei, etwas gebogen, in eine ebensolche Spitze, nur dass diese vom Dotter nicht erfüllt, sondern durchsichtig war *(c)*.

Es hingen, wie schon oben erwähnt, 5 – 6 Eier an jedem Blättchen unregelmässig nebeneinander. Der Stiel war angeheftet und stieg bogig auf, während das Ei wieder an der Oberfläche des Blattes lag.

Jene mit Eiern belegte und in einem Blumentopf stehende Pflanzen kultivirte ich im Zimmer weiter, erhielt sie in gleichmässiger Temperatur bei 18—20° C. und bei gleichmässiger Wasserzufuhr durch den Untersatz. In der warmen und trockenen Luft trat die Gallenentwickelung sehr schnell ein und schon nach einer Woche hatten sich die Blättchen geöffnet, welche im Freien viel länger geschlossen bleiben. Man konnte in denselben weisse, durchscheinende Pünktchen beobachten, von denen das Centrum noch durchsichtiger war. Es sind dies die schon geschlossenen Gallplasteme. Alsbald entwickelten sich die Gallen weiter und nach weiteren acht Tagen hatten sie die Grösse kleiner Erbsen und zeigten starke Trichombildung.

Nach vier Wochen, also gegen Ende Mai, waren sie vollständig ausgewachsen und hatten eine bedeutende Grösse und Schwere erreicht, so dass die im Zimmer ebenfalls stärker entwickelten Triebe unter ihrer Last niederlagen.

Das Verhältniss im Gewicht und in der Grösse der Pflanze zu diesen Gallen erinnert an das der Cucurbitaceen zu ihren Früchten.

Als diese Gallen ausgewachsen waren und einen Durchmesser von 2 cm erreicht hatten, maassen die zu gleicher Zeit im Garten gebildeten Gallen kaum 5 mm im Durchmesser. Ein Unterschied war insofern vorhanden, dass die im Freien gestandenen Gallen rothen Zellsaft in vielen Epidermiszellen führten, während diejenigen im Zimmer grün aussahen.

Eine nachtheilige Wirkung auf die Pflanze selbst konnte ich nicht bemerken, da sich die von Gallen freien Blätter und Triebe ebenso kräftig entwickelt hatten.

Die Glechoma-Blattpaare, welche von Larven besetzt sind, unterscheiden sich von den anderen gewöhnlich schon sehr früh durch stärkere Behaarung; sie liegen aneinander nicht platt an, sondern sind nach aussen gewölbt, erscheinen also verdickt, nehmen bald eine hellere, fast weissliche Farbe an oder sind mehr oder weniger geröthet.

Die Blattstiele, welche sich bald nach dem gewöhnlichen Wachsthumsverlauf spreizen, werden natürlich länger zusammengehalten, und es entsteht an der Basis des Blattes eine Biegung, welche bei der Oeffnung der Blätter häufig noch fortbesteht. Von hier aus bildet das Blatt dann häufig eine Düte, welche die Oberseite des Blattes nach innen hält und deren Spitze in der Basis des Blattes liegt. Liegt die Gallenbildung mehr nach der Spitze des Blattes, so tritt manchmal eine unregelmässige Faltung des ganzen Blattes ein, bei der die Oberseite des Blattes wieder innen ist. Die Faltung lässt bei fortschreitender Gallenentwickelung wieder nach, und bei der ausgewachsenen Galle ist häufig nur der Rand des Blattes oder auch der nicht einmal übrig.

Kehren wir wieder zur Larve in den zusammengeklappten Blättern zurück, so sieht man auf Querschnitten durch das Blatt an der Stelle, wo die Larve liegt, dass es durch Zelltheilung in allen seinen Geweben verdickt ist und sich rings um die Larve ein Wall zartwandiger, plasmareicher, wenig miteinander verbundener

Zellen gebildet hat, welcher sich weiter erhebt und über dem Thiere schliesst, während die Unterlage der Larve sich ausbaucht und das Thier hineinsinkt[1]). Während dieser Zeit schlagen die Blätter (wie oben erwähnt) gewöhnlich Falten und dadurch werden dieselben von einander frei.

Gefässbündel zweigen sich von den vorhandenen ab und ziehen sich in der Nähe der sich gebildeten Epidermis herum und bald ist kein Unterschied mehr zwischen Ober- und Unterseite der Galle, welche auch mit den Trichomen der Pflanze sowie mit Spaltöffnungen besetzt sind. Die Haare erheben sich mehrzellig aus der Epidermis und laufen mehrmals, durch Ringe ausgesteift, spitz aus. Das obere Ende ist feinwarzig, während die unteren Theile besonders an den Ringen riefig sind. Die junge Galle von Erbsengrösse zeigt eine Epidermis, welche entweder mit farblosem Zellsaft erfüllt ist oder stellenweise rothen Gerbstoff (siehe später) führt. Darunter liegen ca. 6—8 Zellschichten Chlorophyllgewebe, welches nach innen erst von zarten Gefässbündeln, deren Hadromtheil gewöhnlich aus Spiralgefässen besteht, begrenzt wird.

Von diesen Gefässbündelsträngen, welche in der erwachsenen Galle fast eine geschlossene Schicht bilden, zweigen sich viele Bündel ab und gehen radial nach dem Mittelpunkte, wo sie in einem starkwandigen Parenchym, welches sich später in Tüpfelzellen umwandelt, intercellular auslaufen.

Zwischen diesen letzteren Gefässbündeln liegt ein grosszelliges, dünnwandiges Parenchym, dessen Intercellularräume stark Luft

---

1) Beyerinck, Entwickelungsphasen, S. 73: Eine wichtige Wirkung, welche die Larve um diese Zeit auf das Gallplastem auszuüben beginnt, ist eine Hemmung der Wachsthumsintensität des letzteren an der Stelle unmittelbarer Berührung und eine Beschleunigung dieses Wachsthums in geringer Entfernung von dieser Stelle. Dieser Vorgang, welcher bei der Gallbildung von grösster Allgemeinheit ist, erinnert an die vollkommen analogen Veränderungen in denjenigen Meristemen, aus welchen hohle Organe, wie z. B. peri- oder epigynische Blüthen hervorgehen —, allein mit dem wichtigen Unterschied, dass im Falle der Gallbildung die Erscheinung durch den äusserlich dem Plastem anliegenden Larvenkörper, dagegen in den Meristemen durch unbekannte innere Ursachen bedingt wird. Eine nähere Betrachtung dieser Thatsache veranlasst zur Frage, ob nicht in den beiden Fällen die nächste Ursache der Wachsthumsänderung auf ähnlichen Kräften beruhen könnte und von welcher Natur diese Kräfte wohl sein mögen; eine entscheidende Antwort lässt sich in dieser Beziehung jedoch nicht geben.

führen und welches in der erwachsenen Galle halbtrocken sich nach den radial zum Mittelpunkte verlaufenden Gefässbündeln zurückzieht, wodurch die Intercellularräume grosse Löcher bilden.

Die schon früh starkwandige, später Tüpfelzellen bildende Schicht, welche besonders im Anschluss an die Gefässe lange Tüpfelkanäle bildet und sich auch etwas an den Gefässbündeln hochzieht, schliesst endlich die Nährschicht ein, welche, wie bei der Eglanteriae-Galle, aussen Stärke enthält. Stärke findet sich auch jenseits der Schutzschicht bis zur Chlorophyllschicht der Rinde. Weiter nach innen treffen wir wieder die in losem Zusammenhange stehenden, Eiweiss, Oel und Zucker führenden Zellen der Nährschicht an.

Die Galle fällt mit den Blättern zur Erde, woselbst die trockene, luftige Rindenschicht noch eine Weile fortbesteht, bis sie durch die Feuchtigkeit des Bodens vermodert und die ca. 5 mm im Durchmesser haltende Schutzschicht, an welcher die Gefässstränge noch als Fasern hervorragen, übrig bleibt und das Thier im Innern bewahrt.

Die Gallen befinden sich meistens seitlich an der Basis der Blätter, ragen auf der Ober- und Unterseite hervor und lassen häufig nur den gekerbten Rand übrig. Sie haben eine, häufig auch mehrere Larvenhöhlen und sind entweder rund oder, den Larvenhöhlen entsprechend, seitlich gewölbt.

Sämmtliche noch wachsende, grüne Theile können an der Gallbildung theilnehmen, und man hat es nicht selten, dass, wenn die Gallenwirkung dem Vegetationskegel zu nahe liegt, die ganze Spitze oder mehrere Blätter mit Blattstielen und Stengel, ohne das Weiterwachsen des Sprosses zu beeinträchtigen, zur Galle umgewandelt wird. Im letzteren Falle geht der Trieb also seitlich von der Galle, scheinbar aus dieser herauskommend, weiter, oder es trägt die beblätterte Galle den Trieb an der Spitze. Ebenfalls werden die Anlagen der Blüthenknospen zu Gallen umgewandelt, oder es ist eine Blüthenknospe zur Galle geworden, sitzt noch auf dem Blüthenstiel und trägt am andern Ende noch die Kelchzähne, welche auch mit an der Gallbildung theilnehmen können. So hat man es denn häufig, dass oben auf der Galle die offene Blüthe der Glechoma prangt, welche dann zwar noch eine längere Lebensdauer besitzt, als ihre mit in der Achsel stehenden Altersgenossen, aber ihr Ziel verfehlt hat.

Die Entwickelungsgeschichte der Hieracii-, Terminalis-, Baccarum- und Lenticularis-, Taschenbergi- und Folii-, Megaptera-, Kollari- und der Orthospinae-Galle hat Beyerinck in seinem Werke [1]) eingehend beschrieben.

Ebenfalls ist die Entstehung der Gallen durch Blattwespen an Weiden von Beyerinck [2]) genau geschildert.

Von der Bildung der Käfergallen, welche wohl meist als Wurzelgallen vorkommen, und der Gallen an Umbelliferen und Compositen durch Cecidomyien und Trypetinen habe ich mich nicht überzeugen können, da ich bei Berlin nicht genügend Material fand.

Die Stengelgallen (Stengelverdickungen) entstehen meist durch innere Eiablage (in das Cambium). Bei holzigen Stengeln, z. B. Rubus, Salix, liefern die Zonen zwischen dem Xylem, welche noch parenchymatisch, also Markstrahlen sind, die Hauptmasse des Gallplastems. Das Markparenchym wird theilweise mit umgewandelt und verdrängt, während hauptsächlich das Xylem, doch auch das Phloëm zersprengt ist und in zerstreuten Strängen im Gallplastem lagert. Seltener ist auch die äussere Rinde gesprengt, aus deren Spalten das Gallplastem hervorragt, z. B. Lasioptera picta Meig.

Die knospenähnlichen Triebspitzendeformationen der Cecidomyien entstehen durch Eiablage in die Triebknospe (ohne Stich). Das Ei und mehr noch die Larve, welche ganz in der Nähe des Vegetationskegels liegen, bewirken einen Stillstand des Längenwachsthums des Stengels von der befallenen Stelle an, so dass sich ein blüthenbodenähnlicher Gallenboden bildet, welcher häufig durch Dickenwachsthum fleischig wird. Die Knospe bleibt geschlossen und die Laubblätter derselben erfahren in ihrer ganzen Dicke eine Zelltheilung, wodurch sie fleischiger werden. Der Chlorophyllgehalt schwindet häufig bedeutend, und auch hier können wir manchmal recht deutlich, wie bei Cecidomyia Euphorbiae, zwei Schichten, die innere Nährschicht und die äussere, aus den Blattunterseiten entstandene Gerbstoff- oder Rindenschicht, je nachdem die Galle mehr oder weniger geschlossen und die Blätter mehr mit der Larve in Berührung bleiben, unterscheiden, jedoch ist es nie so klar wie bei den Cynipidengallen.

---

1) Beyerinck, Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipiden-Gallen, Amsterdam 1882.

2) Beyerinck, Bot. Zeit. 1888, No. 1 u. 2.

Den Schluss der Blätter scheint ebenfalls die in der Nähe der Larve häufig hervorgerufene Concavität zu bewirken.

Die umgebildeten Blätter haben an der Innenseite, in der Nähe der Larve, meist eine saftige, papillöse Oberfläche oder schlauchartige Haare, in welche häufig die auf der Pflanze vorhandenen Trichome übergehen. Aus ihnen erhält die Larve ihre Nahrung. Schon angelegte Nebenzweige werden von der Gallenwirkung wohl beeinflusst, aber nicht vollständig unterdrückt, während gewöhnlich die Trichombildung vermehrt wird. Der mit einer Galle endigende Spross ist zur Zweigbildung mehr geneigt, ebenso wie derjenige, welcher mit einer Inflorescenz endigt.

Bei Aphiden- und Phytoptus-Gallen[1]) sehen wir entweder auch eine Zelltheilung des befallenen Organs oder wenigstens eine bedeutende Zellstreckung tangential zu den Larven; jedoch nimmt hier die Concavität in der Nähe der Thiere so erstaunlich zu, dass manchmal monströse Gebilde verursacht werden, welche mit der Menge der Thiere im Innern im Verhältniss stehen. Sehen wir auch hier den Gerbstoff mehr an der convexen Oberseite auftreten, so sind die Schichten, welche man sich durch die Gefässbündel getrennt denken könnte, sehr verwischt, wie es bei den Cecidomyia-Gallen mehr oder weniger schon der Fall ist.

Die Schildlaus-Gallen, welche man an der Eiche auf mehrjährigen Zweigen verschiedentlich finden kann und welche von Aspidiotus sp. Altum (Taf. IX, Fig. 38) erzeugt werden, geben ein sehr einfaches Bild der Gallenerzeugung. Das oben convexe Thier sitzt an der Rinde flach an und mit der Zeit geschieht im darunterliegenden Chlorophyllgewebe eine Zellstreckung, welche die Rinde ringförmig erhebt, und in der Mitte dieses vollständig mit der Korkschicht erhaltenen Ringwalls sitzt der Schild des abgestorbenen Mutterthiers wie ein glänzendes, hellbraunes Auge.

Die Mycocecidien entstehen ebenfalls mit oft kaum merkbarer Zelltheilung des noch wachsenden Gewebes. Auch hier tritt ein Zurücksinken der Gewebsmasse ein, welche wohl durch behindertes Wachsthum des befallenen Fleckes verursacht wird. Später tritt häufig durch länger dauerndes Wachsthum des Pilzes die entgegengesetzte Verbiegung ein, wodurch die Pilzseite convex hervortritt.

---

1) Eine genaue Entwickelungsgeschichte von Chermes Abietis befindet sich in A. B. Frank, Krankheiten der Pflanzen, Breslau 1880, S. 717.

III. Der Abfall und das Oeffnen[1]) der Gallen.

Der Abfall und das Oeffnen der Gallen wird ausnahmslos dadurch bewirkt, dass ein Parenchymcomplex getüpfelt wird und verholzt, während eine verschieden gestaltete Parenchymschicht diese Tüpfelung nicht erhält und beim Versiegen der Wasserquellen zur Reife eintrocknet und zerreisst. Dieser Vorgang, welchen wir bei der Rosarum-, Ostreus-, Réaumuri-, Malpighii-, Cecid. bursaria-Galle u. s. w. sahen, wird gewöhnlich Abschnürung genannt. Hierher gehört auch die Abschnürung des Steinkerns der Curvator-Galle[2]) von dem umliegenden Gewebe, welches weiter wächst und erst mit dem Blatte reift.

Die Gefässbündel halten während des Abschnürens noch am längsten, sind in der ausgetrockneten Zone sehr gespannt und zerreissen beim Abfall.

Die sich vom Blatte lösenden Gallen fallen vor den Blättern (Malpighii-Galle u. s. w.) und kommen auf dem Waldboden dann unter diesen zu liegen.

Das bei verschiedenen Gallen erwähnte selbstthätige Oeffnen verdankt ebenfalls der verschiedenartigen Verdickung der Parenchymwandungen, welche hier stets von Tüpfelung begleitet ist, seine Entstehung.

Das nicht verholzte oder getüpfelte Parenchym zieht sich beim Trocknen zusammen, während das getüpfelte und verholzte eine gewisse Starrheit zeigt und so stets die convexe Seite der Biegung bildet.

Ist das Gewebe gleichartig ausgebildet, entweder gleichartig getüpfelt oder nur rein parenchymatisch, oder geht es langsam ineinander über, so erfolgt keine Trennung, wie wir dieses am Fuss der Folii-, Longiventris-, Kollari-Galle u. s. w. beobachten können.

Das Thier ist durch die innere Steinzellenschicht stets vor einem Erdrücken bewahrt. Bildet die Steinzellenschicht eine Hohlkugel,

---

1) Hier ist natürlich nur das selbstthätige Oeffnen der Gallen gemeint.

2) Der innere Steinkern ist selbst bei der Reife noch durch das dünnwandige Parenchym seitlich irgendwo an der äusseren Gallenwand befestigt, kann aber schon in jungen Stadien, wenn die äussere Hülle noch ringsherum schliesst, aus dieser durch geringen Druck geschoben werden, da die Verbindungsschicht die Zartheit eines Cambiums besitzt.

so hält diese den Druck eines äusseren vertrocknenden Parenchyms ab, während ein offener oder durch Parenchym geschlossener Cylinder mit stärkerer Schicht äusseren Parenchyms ein Spalten des Cylinders und Umbiegen der Stücke nach aussen wie bei der Galle von Hormomyia Millefolii zur Folge hat, sobald die Galle reif ist und trocken wird.

IV. Entwickelungszeit der Gallen.

Das Auffinden der Gallen ist auch an eine einigermassen bestimmte Zeit geknüpft, welche sich nach der Flugzeit der Insecten u. s. w. oder überhaupt nach der Entwickelung und Einwanderung der Thiere und Pilze und der schnelleren oder langsameren Gallenentwickelung richtet.

Einen grossen Einfluss auf die Entwickelung der Gallen üben die Witterungsverhältnisse aus. Ist es kalt, so geht die Entwickelung nur langsam vor sich, ist es dagegen zu trocken, so können viele Gallwespen nicht aus den Gallen heraus, und so ist oft der Zeitunterschied ein beträchtlicher.

Die Megaptera-Galle fand ich meist im April, während sie im Jahre 1892 erst im Anfang des Juni in der gewohnten Menge auftrat, da das Frühjahr kalt und trocken war.

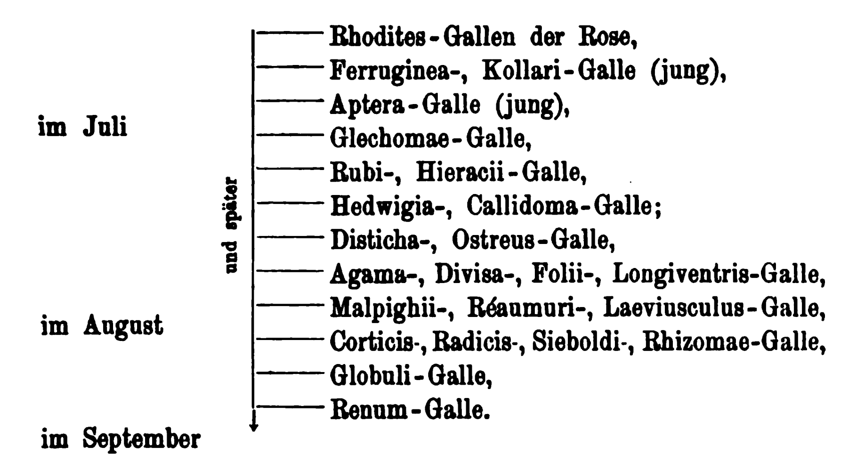
Die grösste Anzahl der Gallen niederer Organisation ist während der ganzen Vegetationszeit der Pflanzen zu finden. Man findet Gallen in der Umgegend von Berlin in noch frischem, ungeöffnetem Zustande:

im April . . . . . { Albopunctatus-Galle,
Terminalis-Galle,
Megaptera-Galle;

beim Oeffnen der Blattknospen:

im Mai . . . . . { Verrucosa-Galle,
Albipes-, Vesicatrix-Galle,
Curvator-, Inflator-Galle,
Interruptor-Galle;

im Juni (und später) Gemmae-Galle,
Tricolor-Galle,
Pseudostreus-, Pseudodisticha-Galle;



V. Vertheilung einiger Gallen auf der Eiche.

An den dünnen Nebenwurzeln der Stiel-Eiche findet man die Aptera-Galle, während die Megaptera-Gallen am Wurzelstock bei mehrjährigen, sowie auf den unteren Augen der 1—3jährigen Eichen zu finden sind. Ebenfalls am Wurzelstock, dem hypokotylen Gliede, und besonders an Zweigen, welche am Boden unter Laub hinlaufen, findet man die Sieboldi-Galle, auch häufig dazwischen eine Rhizomae- und die bis zur Grösse einer Faust heranwachsende Radicis-Galle.

Die untersten Blätter junger Eichen in der Nähe der Erde und die unteren bis mittleren 10—15jähriger Eichen besetzt die Renum-Galle. An denselben Orten der vorigen und mit der Folii-, Longiventris-, Ostreus-, Callidoma- (steht in der Blattachsel), Réaumuri-, Malpighii-, Inflator-, Curvator-, Vesicatrix-, Albipes-Galle, die mittleren von ca. 10jährigen Eichen und die unteren Blätter der Hochstämme theilend, kommt die Divisa-Galle vor.

Die Callidoma-Galle findet sich noch häufiger in den Blattachseln und am Gipfelspross von jungen 1—3jährigen Eichen, während die Verrucosa-Galle meist an den unteren Sprossgipfeln von Hochstämmen und in den oberen Sprossen der 5—8jährigen Eichen vorkommt. Die Baccarum- und Tricolor-Galle besetzt die Blätter von 3—5jährigen, seltener die unteren Blätter älterer Stiel-Eichen,

während die ca. 30jährigen Winter-Eichen an mittleren und unteren Blättern die Pseudostreus- und Pseudodisticha-Gallen tragen, an welchen später die Ostreus- und Disticha-Gallen ebenfalls zu finden sind.

Die Hedwigia-Galle sprosst aus der Endknospe der mittleren Zweige von ca. 15jährigen Stiel-Eichen und die Globuli-Galle sitzt oft zu vielen in den unteren und oberen Knospenbüscheln ca. 10-jähriger Stämme oder mit der Ferruginea- und Kollari-Galle an den unteren Aesten der Hochstämme, auf welchen weiter oben, immer in höheren Regionen, die Gemmae- und Terminalis-Galle prangt. Die letzteren Gallen sind jedoch auch an Eichenhecken und an 5—10jährigen Eichen, sogar an den unteren Aesten der Hochstämme oft leicht zu bekommen.

Sehr bequem an Frostrissen der Hochstämme kann man die Corticis-Galle sammeln, während ich die Laeviusculus-Galle von den unteren Blättern jüngerer Stämme bis hinauf in die Kronen von Hochstämmen, über 10 m hoch und auch hier dieselbe Menge auf dem Blatt, dunkelpurpur angelaufen, antraf.

Im Allgemeinen hängt die Vertheilung der Gallen viel von dem gedrängten, gedeckten oder freien Standort der Bäume ab. In zu gedrängt stehenden Eichenbüschen habe ich stets wenig Gallen gefunden, während einzeln, von Hochwald etwas gedeckt, stehende Sträucher die reichste Ausbeute gaben.

Mit der Vertheilung der verschiedenen Gallen in gewisse Höhen steht auch die Form im Einklang. Ob sie überhaupt abfallen oder mit dem Blatte zur Erde kommen, so ist doch gesorgt, dass die Larven nicht zu schwer aufschlagen und z. B. der Laeviusculus-Galle eine platte Form gegeben, damit sie von Blatt zu Blatt heruntergleitend nicht zu schnell durch die Luft herabfallen kann. Nicht selten bleiben sie wegen ihres leichten Gewichtes in der Nähe des Erdbodens zu Hunderten in den Netzen der Spinnen hängen und werden von Mensch und Thier verschleppt.

VI. Eintheilung der Gallen.

Wenn die Pflanzengallen den Früchten der Pflanzen auch sehr fern stehen, obwohl sie Malpighi und Darwin mit solchen verglichen haben, so möchte ich doch bei der Eintheilung der Gallen

solche Namen verwenden, welche leicht erkennbare Eigenthümlichkeiten der Galle voraussetzen, ohne dass ich einen Vergleich mit den Früchten, Blüthen etc. geben will.

Das sichere Erkennen des Thieres, vorausgesetzt, dass man auch wirklich den legitimen Bewohner der Gallen und nicht Inquilinen und Parasiten erzogen hat, ist sehr schwierig, während die Galle leichtere Unterscheidungsmerkmale bietet.

Hat man die Galle geöffnet, in welcher noch ein Embryo vorhanden ist, so lässt sich die Galle nach dem Thiere überhaupt nicht mehr bestimmen, da sich die Embryonen verwandter Species nicht unterscheiden lassen.

Vielmehr lässt sich das Thier nach den embryonalen, pflanzlichen Integumenten bestimmen, welche meist schon durch die äussere Gestalt sichere Anhaltspunkte geben. Wo nun diese mehr oder weniger verwischt sind, z. B. zwischen der Rosarum- und Eglanteriae-Galle, der Taschenbergi- und Verrucosa-Galle, bleiben noch immer scharfe anatomische Kennzeichen übrig, welche nur bei Bastarden ineinander übergehen könnten.

Wie ich schon erwähnt habe, erkennt man Inquilinen in der Galle leicht an der Unordnung, welche sie im Nährgewebe hervorbringen, da sie dasselbe regellos zerfressen und die Gallenhöhle häufig durch Abgangsstoffe verunreinigen. Nicht selten findet man sie in gesonderten Höhlen in der Gallenwandung. Inquilinenlarven führen häufig ein schnelleres Reifen der Gallenwandung herbei und veranlassen manchmal die Bildung von Tüpfelparenchym, z. B. obere Kammer der Disticha-Galle, welche immer Inquilinen beherbergt. Sie bedingen häufig eine Deformation der Galle (Periclistus caninae).

Parasiten machen sich häufig durch die geringe Grösse der Galle und durch starke Markirung der Gefässbündel etc. an der Oberfläche, z. B. der Luftspalten bei der Folii- und Longiventris-Galle, durch ein zu frühes Einschrumpfen der Gallenwandung bemerkbar.

Auf manchen Gallen kommen mitunter secundäre Gallen anderer Species vor, ohne dass morphologische und anatomische Eigenthümlichkeiten der secundären Galle verloren gingen.

Ueber die Selbstständigkeit bestimmter Gallenformen oder deren Zugehörigkeit zu einer anderen Species bin ich bei einzelnen noch im Zweifel, da ich z. B. die Ferruginea-Galle stets von Inquilinen

bewohnt fand. Hier kann dann nur die Zucht des Insects entscheiden, welche bei diesen Thieren schwierig wird, da man bestimmte junge Gallen bereit halten muss. Sollte z. B. die Ferruginea-Galle durch Einwirkung der Larve der Ferruginea-Wespe auf eine Kollari-Galle entstehen, so müssten solche Kollari-Gallen in sehr jungen Stadien zur Zucht beschafft werden. Beide Gallen sind in jungen Stadien, bevor sie die oberste parenchymatische Schicht mit den einzelligen, rothen Gerbstoff enthaltenden Haaren als braunen Filz (Taf. VII, Fig. 26) abgeworfen haben, von gleicher Gestalt.

Eine gewisse Fruchtnatur wird man bei den Gallen nicht in Abrede stellen können, wenn sie auch niemals Pflanzenfrüchte sind, da der wirksame Bestandtheil einer Galle der mit der Pflanze in Symbiose lebende thierische Embryo und kein pflanzlicher, wenigstens nicht von der Pflanze erzeugter Embryo ist.

Fast alle bei den Gallen sich zeigende Eigenthümlichkeiten finden wir bei den Pflanzenfrüchten in ähnlichen Verhältnissen wieder.

I. Angiosperme.

Die Nährschicht enthält nur einen Embryo.

1. **Freie Gallen**[1]:
   - A. Mit Perigon[2]:
     - Andricus ostreus Gir.[3],
     - " globuli Hart.[3],
     - " fecundatrix Hart.[3].
   - B. Ohne Perigon:
     - a) Gegliederte[4]:
       - Cynips callidoma Gir.[3],
       - Rhodites rosarum Gir.[3],
       - " eglanteriae Hart.[3],
       - Neuroterus Réaumuri Hart.[3],
       - " Malpighii Hart.[3],
       - " laeviusculus Schenck[3],
       - Trigonaspis renum Gir.[3],
       - " megaptera Panzer[3],
       - Andricus albopunctatus Schlecht.[3].

1) Gallen mit eigener Epidermis.

2) Zur Galle gehörige Blattschuppen.

3) Diese Gallen fallen ab.

4) Gegliederte Gallen sind solche, welche sich selbstthätig durch neu entstehende Spalten, Löcher oder Klappen öffnen oder durch Abschnürung abfallen.

Die Nährschicht enthält nur einen Embryo.

b) Ungegliederte[1]):

(Cynips Hedwigia) n. sp.,
" Kollari Hart.,
Andricus solitarius Fonsc.,
Dryophanta folii L.,
" divisa Hart.,
" longiventris Hart.,
" agama Hart.,
" disticha Hart.,
" verrucosa Schl.,
Biorhiza aptera Fabr.,
" terminalis Fabr.,
Aulax Hieracii Bouché.

c) In den Gallenboden eingesenkt:

Andricus corticis Hart.,
" Sieboldi Hart.

2. **Umschlossene Gallen**[2]):

A. Mit Nebenraum:

Andricus inflator Hart.,
" curvator Hart.,

B. Ohne Nebenraum:

Rhodites spinosissimae Gir.
" Rosae L.,
" orthospinae Beyerinck,
Neuroterus albipes Schenck,
" vesicatrix Schl.,
" baccarum L.,
" tricolor Hart.,
(Andricus pseudostreus) n. sp.,
(Dryophanta pseudodisticha) n. sp.,
Nematus Capreae L.,
" viminalis L.,
" pedunculi Hrt.

1) Diese Gallen fallen nicht ab.

2) Die Epidermis des Pflanzentheils ist entweder nicht verändert oder geht allmählich in die Gallenepidermis über.

Die Nährschicht enthält nur einen Embryo.

C. Stengelgallen:

Aulax Hieracii Bouché,
Diastrophus Rubi Hrt.,
" Mayri Reinh.,
Cecidomyia salicis Schrk.,
" Artemisiae Bché.,
Lasioptera picta Meig.

3. **Narrengallen**[1]):

Meist von Trypetinen und Cecidomyien erzeugt.

II. Gymnosperme.

Ein oder wenige Embryonen beisammen.

1. **Monoembryonale:**

A. Mit Perigon:

Hormomyia Ptarmicae Vall.,
Cecidomyia Veronicae Bremi,
" Artemisiae Bché.,
" Euphorbiae Lw.

B. Ohne Perigon:

a) Gegliederte[2]):

Cecidomyia bursaria Bremi[3]),
" tiliacea Bremi[3]),
" tornatella Bremi[3]),
Hormomyia Millefolii Lw.[3]).

b) Ungegliederte:

Cecidomyia Tremulae Winn.,
" Galii Winn.,

1) Diese Bezeichnung habe ich der bekannten Verunstaltung der Pflaumen, welche im Volksmunde „Narren" oder „Taschen" heissen, entnommen und ich nenne jede aus einem Fruchtknoten mit mehr oder weniger anderen zur Blüthe gehörigen Theilen entstandene Galle: „Narrengalle". Da die Narrengallen durch die Willkür des Thiers und bei den Pilzen oft durch Zufall entstehen, so trifft man diese Gallen häufig auch unter einer anderen Form an. Z. B. Exobasidium Vaccinii und Astegopteryx auf Styrax Benzoin (vergleiche: A. Tschirch, Ber. d. bot. Ges., Jahrg. 1890, Bd. VIII, Heft 2).

2) Siehe p. 112, Note 4.

3) Diese Gallen fallen ab.

Ein oder wenige Embryonen beisammen.

Cecidomyia urticae Perr.,
" Rosae Br.

C. Farngallen:

a) Randkräuselung:
Cecidomyia marginem torquens.

b) Umgeschlagene Blattränder:
Cecidomyia Tiliae Br.

Viele Embryonen oder Sporen beisammen.

2. **Polyembryonale:**

A. Schlauchgallen resp. Napfgallen:

a) Gegliederte[1]):
Schizoneura lanuginosa Hrt.[2]),
Tetraneura Ulmi De G.[2]),
Astegopteryx (Karsch) Benzoin, Tschirch[2]).

b) Ungegliederte:
Aphis Oxyacanthae Koch,
" pisi Kalt.,
Bursifex Tiliae Kirchn.,
" Alni Kirchn.,
Syncrista Alni Kirchn.,
Bursifex Ulmi,
Volvulifex Aceris Am.,
Aspidiotus sp. Altum.

c) Aecidien:
Aecidium Tussilaginis Gmelin.,
" Rhamni Gmelin.

B. Spiralgallen:
Pemphigus spirothece Pass.,
Tetraneura alba.

C. Peritheciengallen:
Chermes abietis L.

1) Siehe p. 112, Note 4.
2) Diese Gallen öffnen sich selbstthätig.

Viele Embryonen oder Sporen beisammen.

D. Paraphysengallen:

Erineum tiliaceum Pers.,
" Padi,
" roseum,
" ilicis,

E. Knollengallen:

Von Pilzen an Wurzeln (Leguminosen).

F. Narrengallen[1]):

a) Sporen oder Embryonen innen:

Astegopteryx (Karsch) Benzoin, Tschirch.

b) Sporen oder Embryonen aussen:

Exoascus Pruni,
Exobasidium Vaccinii.

VII. Das Auftreten des Gerbstoffes in den Gallenbildungen.

Unter den Gerbstoffreagentien, welche man zum Nachweis in frischen Pflanzen benutzt, verdient das Kaliumbichromat die erste Beachtung, da der graubraune Niederschlag, welchen es mit Gerbsäuren liefert, in Wasser unlöslich ist. Durch Oxalsäure und saure oxalsaure Salze wird die Fällung allerdings verhindert, es tritt aber immerhin die Lösung mit dunkelgelbbrauner Farbe auf, welche den flockigen Niederschlag, der bei Abwesenheit von Oxalsäure häufig an einer Zellwandung abgesetzt ist, ersetzt. Die Phlobaphene verhalten sich gegen Kaliumbichromat wie die Gerbsäuren.

Unter den Eisensalzen werden viele als Reagens angewendet, jedoch ist bei der Beurtheilung des mit Eisensalzen untersuchten Gewebes Vorsicht nöthig, da wohl wenig Pflanzen der Oxalate entbehren und diese, als längst bekannte Zerstörungsmittel für Tinteflecke, ganze Partien vom Niederschlage säubern können. Ich benutzte mehrere wässerige Auflösungen von Eisensalzen als Controlreagens zur Kaliumbichromatfällung. Für frische Schnitte benutzte ich eine an der Luft gestandene (also Ferrisalz haltige) Auflösung

1) Siehe p. 114, Note 1.

von Ferrosulfat, welche mit Chlornatrium gesättigt war, um die entstehenden schwarzen Niederschläge unlöslich zu machen, und betupfte die soeben erhaltenen Schnitte damit.

Da der Gerbstoff leicht wandert, wenn frische Pflanzen in Lösungen von Gerbstoffreagentien eingelegt werden, so ist noch ein leicht eindringendes Mittel nöthig, welches alsbald den Gerbstoff an Ort und Stelle fixirt. Wie sehr man auf das leichte Durchdringen achten muss, beweist die Zeit, welche z. B. eine Folii-Galle am Blatt gebraucht, um durchtränkt zu werden. Dieselben sind in gesättigter Kaliumbichromatlösung nach einem Jahre nur am Fuss etwas, sonst in der Wandung wenig beeinflusst, während die Larvenkammer und das angrenzende Gewebe noch im Trockenen liegt. Eine nicht zu concentrirte Lösung und Anschneiden der Gallen hilft etwas über diesen Punkt hinweg. Sehr brauchbar erwies sich eine Lösung von möglichst wasserfreiem Eisenchlorid in Aether, wie sie Moeller[1]) empfiehlt, welche sich durch ihr schnelles Eindringen auszeichnet.

Zum Einlegen der Pflanzen benutzte ich noch die verschiedenen officinellen eisenhaltigen Flüssigkeiten, Ammon. molybdaenic. und auch Baryt-, Kalk- und Bleisalze, welche letztere zwar einen hellen Niederschlag geben, der aber durch Eisenoxydsalze geschwärzt wird, ohne dass sich dieselben bei den Gallen für brauchbar erwiesen hätten. Ich möchte hier nochmals betonen, dass man beim Untersuchen auf Gerbstoffe die Oxalsäure[2]) nicht vergessen darf.

Da ich die Gallen nach der Reihe anführe, werde ich hier gleich mir aufgefallene Eigenthümlichkeiten erwähnen und, um Irrthümer zu vermeiden, jede oberflächlich beschreiben.

Die Vertheilung des Gerbstoffes von höher organisirten Gallen, welche im Anfangsstadium den Gerbstoff fast gleichmässig durch das ganze Gallplastem enthalten und erst bei der Differenzirung der Gewebe einen Unterschied erkennen lassen, bezieht sich auf solche, welche inmitten ihrer Lebensfunctionen stehen. Unter Gerbstoff verstehe ich hier natürlich die ganze Gruppe von Körpern, welche mit Tannin gleiche Kaliumbichromatreaction geben und in den erwähnten Pflanzen vorhanden sein können.

---

1) Bericht der Deutschen bot. Ges., Jahrg. 1888, Bd. VI.

2) Wie Oxalsäure wirken auch andere Säuren (Aepfel-, Wein-, Citronensäure etc.), indem sie einen Niederschlag verhindern.

Andricus ostreus Gir.

Eine in horizontaler Richtung längliche, am Fusse etwas eingezogene und dadurch oft nierenförmige, grüne, später gelblichere, roth bis dunkelviolett getüpfelte Galle, welche zwischen zwei Gallenschuppen, dem Gallenperigon, sitzt. Sie hat bis 3,5 mm Länge, während die Schuppen bis 4 mm lang und 3 mm hoch werden können. Das Wespenei wird im Xylemtheil des fast ringförmig geschlossenen Bündels der Hauptblattnerven von Querc. pedunc. und vorzüglich von Querc. sessiliflora abgelegt (Taf. X, Fig. 41). Aus dem noch Procambium enthaltenden Xylemtheil entwickelt sich die eigentliche Galle, die Gefässe werden etwas auseinander getrieben und treten zum Theil als solche in die Galle, während die Gallenschuppen aus dem stark Gerbstoff führenden Phloëmtheil hervorwachsen, sich klappig deckend die Galle umschliessen. Diese Klappen, welche kein Hadrom enthalten, zeigen noch vollständig den Bau der Siebröhren, welche einander parallel vom Fusse der Galle bis zum oberen Rande der Klappen verlaufen. Während die zuerst vorgeschobene Partie noch parenchymatischen Charakter hat, zeigen die nachfolgenden prosenchymatische Anlagerung.

Da die Schläuche porös sind, tritt alsbald Obliteration ein, der in ihnen stark vorhandene Gerbstoff geht in das braune Phlobaphen über und zuweilen bleiben einige Stärkekörner darin übrig. Je nach dem stärkeren oder schwächeren Hervorwachsen aus dem Phloëmtheile trocknet die hervorgeschobene Schicht aus und daher entstehen die Querstreifungen der Schuppen. Die seitlichen Schläuche sowie die abgerundeten Enden des oberen Randes sind vielfach frei, wodurch ein guter Schluss der etwas gewölbten Schuppen erzielt wird, und dieser Umstand mag zu der irrigen Ansicht geführt haben, dass sich die Hülle beim Reifen spaltet[1]), während die beiden Schuppen häufig noch nicht einmal gleichmässig ausgebildet werden. Die Galle bricht meist an den Seiten des Nervs hervor, wo das Phloëm nicht schliesst und da dann die Schuppen schon aus getrennten Phloëmtheilen entstehen, so ist an ein Verwachsen nicht zu denken (Taf. X, Fig. 41). Zuerst wachsen die Schuppen aus

1) A. Schenck, Nassauische Cynipidengallen. — Beyerinck, Entwickelungsphasen, Fig. 48.

und stellen das Wachsthum ein, während die eigentliche Galle sich langsamer entwickelt und gegen die Reife die Klappen auseinandersperrt. Die Galle fällt alsdann heraus, während die Schuppen erst mit dem Blatt vom Baum gelöst werden. Die rothen bis violetten Fleckchen der Galle sind Gerbstofffärbungen der Epidermiszellen, welche in der Mitte einen Luftspalt einschliessen. Da die beiden Perigonblätter, wie alle bei Gallen vorkommende Perigonhüllen, sehr stark Gerbstoff oder vielmehr das Oxydationsproduct, Phlobaphen, enthalten, während die Galle geringeren Gehalt an Gerbstoff zeigt, so ist es offenbar, dass diese Perigone Abzugsorgane für nicht verwendbaren Gerbstoff sind.

Die junge Galle enthält, wie auch die in Reihen zwischen den Gefässen stehenden Procambiumzellen des Nervs, den Gerbstoff gleichmässig, und bald nach dem Hervorbrechen zieht er sich nach der Epidermis zurück. Die Epidermis und ein Paar darunterliegende, ebenfalls starkwandige, kleinzellige und mit Tüpfeln verbundene Zellschichten enthalten, nach innen abnehmend, Gerbstoff. Nach innen wird das Gewebe grosszelliger, und die Zellen des Nährgewebes sind tangential gestreckt. Die Gefässbündel verlaufen inmitten des Gallendaches und haben in den Schläuchen nur sehr wenig Gerbstoff, während Stärke die ganze Galle bis zur Nährschicht füllt. Eine eigentliche Schutzschicht scheint sich erst nach dem Abfall zu bilden.

Um Berlin stellenweise häufig (Woltersdorfer Schleuse, Grunewald).

Andricus globuli Hartig.

Agame Form der geschl. Generat. *Andricus inflator Hart.*

Dunkelgrüne, heller punktirte, von Hüllblättern mehr oder weniger bedeckte, kugelige Gallen von ca. 6 mm im Durchmesser. Je nachdem die Knospen mehr oder weniger gehäuft am Ende des Zweiges sitzen, findet man auch die Gallen mehr oder weniger beisammen und zwar an Querc. pedunculata, seltener an sessiliflora. Die abgefallene und dann bald von der Epidermis und Chlorophyllschicht befreite graubraune Galle zeigt vom Fuss zur Narbe zahlreiche feine Längsstreifung, welche von den Gefässbündeln herrührt. Die kleinzellige Epidermis zeigt seitliche Tüpfelung und schliesst in den hellen Fleckchen Luftspalten (Taf. VI, Fig. 8) ein. Alsdann

folgt grosszelliges Chlorophyllparenchym und die vom Fuss zur Narbe hinlaufenden Gefässbündelstränge, welche meist nach innen zwischen der starkwandigen Steinzellenschicht münden. Im Inneren liegt die Nährschicht. Gerbstoff ist stark in der Epidermis und mit Stärke zugleich in der Chlorophyllschicht vorhanden.

Um Berlin häufig.

Andricus fecundatrix Hart. (Taf. X, Fig. 39 u. 40).

Cynips gemmae L.

Agame Form von *Andricus pilosus Adler.*

Die Galle steht in Blattachseln und an Zweigspitzen von Querc. pedunc. und sessiliflora und bildet über 30 mm lange, 25 mm dicke, schuppenblätterige Spitzen. Auf einem verdickten, stark Gerbstoff und Stärke führenden Gallenboden erheben sich zahlreiche behaarte, aussen breitere und kürzere, nach innen längere und schmälere braun berandete, innen sehr schmale, kürzere und grüngelbliche, die inneren den Nebenblättern der Laubblätter, die äusseren den Knospenschuppen ähnliche sitzende Perigonblätter, welche im Inneren den eigentlichen Gallenkörper umschliessen. Derselbe hat im halberwachsenen Zustande, bei ungefähr 3 mm Länge, äusserlich die grösste Aehnlichkeit mit der eigentlichen Eichenfrucht (Taf. X, Fig. 40). Eine hellgrüne Cupula[1]) mit stärkerer Cuticula umschliesst zur Hälfte den daraus hervorragenden rundlich zugespitzten, mit einer griffelartigen, kopfigen Spitze versehenen gelblichen, inneren Gallenkörper, dessen Epidermis aus convex hervorspringenden Zellen besteht.

Die Cupula schiebt sich später höher um den Gallenkörper hinauf und verbleibt oben als Rand rings um das Spitzchen, und dann hat die Galle eine Länge bis 5 mm. Die im Gallenboden auseinanderlaufenden Gefässbündel schicken Zweige in die einzelnen Perigonblätter, nähern sich nach oben wieder und umbiegen vor dem Eintritt in die Galle einen sich früh bildenden horizontalen Sklerenchymring. In die Galle selbst treten gegen 10 Bündel, welche ziemlich geradlinig bis in den oberen, nach innen gebogenen

---

1) Ist nur einer Cupula oder einem Arillus in der Entwickelungsgeschichte ähnlich und verdient den Namen eigentlich nicht, da sie mit dem Innenkörper verwachsen ist. Sie besorgt in ihrem Inneren die Zuleitung.

Rand der Cupula verlaufen. Im Inneren des im Längsschnitt (Taf. X, Fig. 39) urnenförmigen Körpers liegt die trübkörnige Nährschicht und die Larvenkammer. Zwischen Nährschicht und Gefässbündel liegt eine Sklerenchymschicht, welche bis ins Spitzchen und in den inneren Rand der Cupula reicht. Das Spitzchen behält seine convex hervortretenden Epidermiszellen, während die übrige Cuticula der Galle, welche der hervorwachsenden Cupula anliegt, sehr dick wird. Zuletzt geht auch das äussere Parenchym ausserhalb der Gefässbündel in Sklerenchym über und so bekommt dieser Körper eine Härte, dass er, besonders nach Behandlung mit Kaliumbichromat, beim Anfertigen von mikroskopischen Schnitten alle Messer ausbricht.

Der Gerbstoffgehalt des Gallenbodens hat mit den später sich bildenden Steinzellennestern dieselbe maschige Anordnung, wie dieses bei der Inflator-Galle angegeben ist. Das Steinzellenparenchym bildet sich bis in die Perigonblätter und diese sind besonders in den flachen Rändern, auf welchen die meisten der einzelligen, Gerbstoff führenden oder davon freien Haare stehen, und in den äusseren Schichten reich an Gerbstoff, welcher als Phlobaphen die Ränder bald braun färbt.

In dem eigentlichen Gallenkörper ist Gerbstoff, Chlorophyll und Stärke in der zuerst als Cupula erscheinenden Schicht ausserhalb der Gefässbündel vorhanden, während man nach innen, in der äusseren Nährschicht, gedrängt Stärke findet.

Meist löst sich die innere Galle zuerst und fällt als braunschwarzes Körnchen zu Boden, während das vertrocknete Perigon mit dem Gallenboden später abgestossen wird. Den vertrockneten Gallenboden mit dem Perigon findet man häufig in Menge in den Rindenspalten von Hochstämmen so eingefügt, als wenn eine menschliche Hand den Stamm mit diesen trockenen Büscheln hätte zieren wollen. Die eigentliche Galle ist dann meist schon ausgefallen.

In der ganzen Gegend um Berlin sehr häufig.

Cynips callidoma Gir.

Die bis 15 mm lange, bis über 4 mm dicke, langgestielte, spindelförmige, zugespitzte, mit 4, 5, 8 oder 10 Längsrippen versehene, mit einzelligen, rückwärts gerichteten, anliegenden vereinzelten

Haaren besetzte, grüne oder dunkelrothe Galle erhebt sich im Juni aus einer Endknospe oder der einen Blattachsel von Querc. pedunculata. Der Stiel verschmälert sich zuerst etwas und ist dann kaum $^1/_2$ mm dick, wird dann allmählich dicker, und nun erheben sich die vier oder fünf Rippen, welche entweder bis zur Spitze auslaufen oder die Spitze ragt weiter hinaus und trägt am Ende häufig eine Verdickung. Zwischen den vier oder fünf Rippen können sich ebensoviel wenig kürzere Zwischenrippen erheben, und wir erhalten dann acht oder zehn. Die Kanten der Rippen sind entweder abgerundet und flach oder mit breitem dünnen Saum fast geflügelt. Sie bezeichnen den Lauf der Gefässbündel. Das Flugloch des entweder im Juli oder im nächsten Frühjahre ausschlüpfenden Insects liegt seitlich am oberen Ende. Da bei der abgefallenen Galle das äussere Gewebe mit Stiel und Spitze alsbald zerstört wird, bleibt eine pulverig braune, längliche, beiderseits abgerundete Galle zwischen dem Moose des Waldbodens zurück.

Die länglichrunde, trübkörnige Nährschicht enthält im äusseren Rande Stärke. Darauf folgt die starkwandige Steinzellenschicht mit tangential gestreckten, netzig stark verdickten Zellen. An dieser laufen vom Fuss der Galle bis in die Spitze häufig acht oder zehn Gefässbündel entlang mit centralem Xylem und platt an der Schutzschicht anliegendem, fast gerbstofffreiem Phloëm, während dasselbe nach aussen, das Xylem bogenförmig überlagernde, etwas grosslumiger ist und Gerbstoff wie Stärke führt, welche Stoffe denn auch in dem im Querschnitt sternförmigen Rindenparenchym, das vereinzelte Tüpfelung und besonders in der Nähe der Bündel zeigt, neben Chlorophyll vorhanden sind. Die gerbstoffreichere Epidermis führt Luftspalten (Taf. VI, Fig. 9), ist besonders in den Rippenkanten kleinzellig und kommt in den dazwischen liegenden Rinnen der Steinzellenschicht sehr nahe.

In Stiel und Spitze sind nur Gefässbündel und Rindenparenchym, welches letztere hier besonders lange, von Fuss zur Spitze gestreckte Tüpfelkanäle bildet.

In der ganzen Gegend um Berlin sowie bei Wittenberg (Probstei) häufig.

Cynips Hedwigia n. sp. (Taf. VI, Fig. 11)[1]).

Die Galle entsteht aus einer Triebknospe von Querc. pedunculata und sieht einer unreifen Frucht von Aesculus Hippocastanum von gleicher Grösse sehr ähnlich.

Das Insect fliegt im Frühjahre.

Auf kurzem, ca. 1 mm langem, dicken Stielchen erhebt sich eine ziemlich kugelrunde, grüne Galle von ca. 8 mm Durchmesser mit zahlreichen, bis 1,5 mm langen, an der Basis bis 0,75 mm dicken, konischen Dornen.

Das im Stiel fast geschlossene Gefässbündel theilt sich in der Galle zu vielen Bogen und Windungen und verläuft entweder in die starkwandige Schutzschicht nach innen oder als dünner Strang mit einzelnen Gefässen in die Dornen.

Die Epidermis ist kleinzellig und hat viele Spaltöffnungen (Taf. VI, Fig. 12). Das darauf zu vielen Schichten folgende Parenchym führt in nicht geschiedenen Lagen von aussen Chlorophyll, Oxalatkrystalle und Stärke, welche letztere am stärksten um die Gefässbündel auftritt.

Schon die Gefässbündel werden häufig von Tüpfelzellen und -kanälen begleitet, welche, im inneren Bündelnetz grosslumiger und bedeutend starkwandiger werdend, die Schutzschicht bilden. Im Innern der stärker verdickten Schutzschicht liegt die Nährschicht mit losen, trübkörnigen Zellen. In der Schutzschicht traten nicht die Ligninkörper auf, wie sie Hartwich[2]) von der Infectoriagalle beschreibt, sondern die Zellwandungen sind gleichmässig verdickt. Die Zellen haben eine isodiametrische Form und sind nur in den Dornen nach der Spitze und mitunter an den Gefässbündeln längsgestreckt. Im noch nicht ausgewachsenen Zustande hat die Galle eine weichholzige Consistenz.

Gerbstoff ist stark in der ganzen Rinde vertreten. Er befindet sich stärker in der Epidermis und in den darunter liegenden Zellschichten, theilweise als Brücken zu den Gerbstoffschläuchen der Bündel und als zu letzteren parallele Schnüre.

Aeusserst selten (Woltersdorfer Schleuse).

---

1) Die Beschreibung dieser Wespe muss ich mir noch vorbehalten.

2) Ber. d. D. bot. Ges., Jahrg. 1885, Bd. III, Heft 4.

Dryophanta folii Linné.

Die Galle der parthenogenetischen Generation, deren geschlechtliche Generation Spathegaster taschenbergi[1]) Schlechtendal eine Frühjahrgalle (die Sommerform) bewohnt, ist eine der bekanntesten Eichengallen von grünlichgelber Farbe mit häufig rothen Backen, welche von rothem Gerbstoff herrühren. Sie hat im ausgewachsenen Zustande bis über 20 mm im Durchmesser. Die grüne oder rothe Oberfläche zeigt hellere weissliche Fleckchen und diese Stellen treten nicht selten als viele Spitzchen auf, wenn der Galle die Zuleitung zum Theil abgeschnitten ist. Diese Fleckchen enthalten bei jungen Gallen je eine oder mehrere Spaltöffnungen. Ich weise hierauf hin, weil die Spaltöffnungen besonders bei dieser Galle vielfach und sogar auch von Beyerinck in Abrede gestellt wurden, und ich bei sämmtlichen von mir untersuchten Gallen dergleichen Oeffnungen fand. Die helleren Fleckchen rühren von dem Luftgehalt des darunter liegenden Gewebes her. Die Spaltöffnungen werden bald zu Luftspalten (Taf. VI, Fig. 13).

Die Verdickungsschicht um das Nahrungsgewebe, denn Schutzschicht kann man sie bei dieser Galle kaum nennen, ist im Jugendzustande am stärksten, mehrere Zellschichten breit ausgebildet. Die Verdickung in den Zellen hat eine netzige Anordnung und ist nach der Larvenkammer zu sehr stark, während die Zellwandung nach aussen meist frei davon ist. Häufig liegt die Verdickung nur in der der Larvenkammer zugekehrten Ecke der Zelle, so dass die Verdickungsmasse, welche mit dem Heranwachsen der Galle zum grössten Theil verschwindet, mehr, wie Beyerinck[2]) schon erwähnt, eine Reservemasse von Cellulose ist, welche in diesen Zellen, die mehr durch ihre geringere Grösse, isodiametrische Form und eher tangentiale Streckung von den äusseren Parenchymzellen unterschieden sind, aufgespeichert wird. Hartwich[3]) erkannte diese Reservemasse von der Infectoria-Galle als Lignin und hat sie abgebildet.

---

1) Die Entwickelungsgeschichte der beiden Gallen befindet sich in: Beyerinck, Entwickelungsphasen.

2) Die Entwickelungsgeschichte der beiden Gallen befindet sich in: Beyerinck, Entwickelungsphasen.

3) Ber. d. D. bot. Ges., Jahrg. 1885, Bd. III, Heft 4.

Gerbstoff befindet sich am stärksten in der kleinzelligen Epidermis und nimmt nach innen ab. Die Gefässbündel biegen aussen um die Verdickungsschicht und führen Gerbstoffschläuche. Stärke ist besonders in der jungen Galle in der Nähe der Gefässbündel abgelagert.

Um Berlin sehr gemein.

Dryophanta divisa Hart.

Nach Adler die agame Form zu *Spathegaster verrucosa Schlechtendal.*

Die Galle kommt häufig in grosser Menge auf der Unterseite, seltener auf der Oberseite der Blätter von Querc. pedunculata vor. Sie ist rundlich, grünlichgelb, später mehr graubraun und häufig mit schönen rothen Bäckchen geziert. Sie hält 5—6 mm im Durchmesser. Die Epidermis ist kleinzellig und trägt Luftspalten. Das darauffolgende sehr grosszellige Parenchym ist, der radialen Richtung von der Larvenkammer zur Epidermis und der Richtung der Gefässbündel folgend, lang gestreckt, im Reifezustand, wie die Epidermiszellen, mit einzelnen Tüpfeln versehen. Nach der inneren Grenze verlaufen die Gefässbündel an die Schutzschicht, welche, wie bei der Folii-Galle, nur sehr starke Verdickung der Zellwände nach innen zeigt. Die Tüpfel dieser Schicht, wie die Verdickung in den Zellen, sind in netziger Anordnung. Die daranschliessende Nährschicht besteht aus lockeren Zellen, welche, ähnlich wie bei der Inflator-Galle, mit ihren Endzellen schlauchartig in die innere Larvenkammer ragen und nach dem Aussaugen durch die Larve in der Dicke zusammengeschrumpft erscheinen.

Gerbstoff ist stark in den Schläuchen der Gefässbündel und von der Epidermis nach innen abnehmend vorhanden.

Stärke ist vor der Reife in der Rindenschicht abgesetzt.

In der ganzen Gegend um Berlin massenhaft.

Dryophanta longiventris Hart.

Parthenogenetische Generation, zu welcher nach Adler als geschlechtliche Generation *Spathegaster similis Adler* gehört.

Die Galle von 8—10 mm Durchmesser sitzt vereinzelt meist an der Unterseite der Blätter von Querc. pedunculata. Sie hat eine

kugelrunde Form, am Fusse etwas platt gedrückt mit etwas länglicher, eingezogener Anheftungsstelle. Sie ist schön mit 3—4 rothen Ringen geziert, welche, concentrisch um die Narbe angeordnet, meist in der Richtung des ernährenden Blattnervs elliptisch gestreckt sind. Dazwischen liegen gelblichweisse, warzige Flächen, von denen die obere als länglichrunder, centraler Fleck erscheint. Nach dem Fuss zu wird die Zeichnung undeutlicher und verschwimmt mehr ineinander. Die Wärzchen der weissen Felder tragen die Spaltöffnungen, welche bald in Luftspalten (De Bary) verwandelt sind (Taf. VII, Fig. 15, 16 u. 17). Das darunter liegende Gewebe ist stark lufthaltig und mehrere Schichten von der Epidermis kleinzellig. Hier befindet sich gelber Gerbstoff, während die schön karminrothen Bänder rothen Gerbstoff in der kleinzelligen Epidermis, deren einzelne Zellen stark convex nach aussen hervortreten, und in angrenzenden Zellen führen. Nach innen nimmt der Gerbstoffgehalt ab. Der innere Fuss ist frei davon. Die Gefässbündel, welche die Gerbschläuche an der äusseren Seite führen, werden vielfach von Tüpfelzellen und Tüpfelkanälen begleitet und enden in ein dünnwandiges, netzig-verdicktes Tüpfelparenchym, welches jedenfalls auch als Cellulosespeicher fungirt, nach innen die starkwandige Steinzellenschicht und die grosszellige Nährschicht einschliesst. Tüpfel befinden sich in den Epidermiszellen wie im ganzen grosszelligen, radial gestreckten Rindenparenchym, welches in jungen Gallen Stärke führt.

In der ganzen Gegend um Berlin verbreitet.

Dryophanta agama Hart.

Mit der Divisa-Galle zusammen häufig vorkommend, derselben sehr ähnlich, aber kleiner, nur 2—3 mm im Durchmesser, rundlich, am Fuss etwas eingezogen.

Die Epidermis und einige Zellschichten, in welchen die Gefässe verlaufen, enthalten Gerbstoff. Nach innen schliesst sich eine mehrreihige, starkwandige Steinzellenschicht an, welche im Innern die Nährschicht und Larvenhöhle birgt.

Um Berlin häufig.

Dryophanta disticha Hart.

Die Galle ist meist etwas kleiner als die Divisa-Galle, oben abgeplattet, mit seichten Wärzchen dicht besetzt, nach unten etwas dicker und abgerundet. Sie ist durch eine horizontale Schicht in zwei Kammern getrennt, von denen die obere mit dünnwandigem, grosszelligem Tüpfelparenchym, welches Stärke bis ins Innere enthält, umgeben ist. Die untere Kammer wird von einer papillösen Nährschicht umschlossen, auf welche eine starkwandige Schutzschicht mit tangential gestreckten Zellen folgt, während die äusseren Parenchymzellen radial gestreckt sind. Die Schutzschicht der unteren Larvenkammer (der rechtmässigen Bewohnerin) kommt der Epidermis im unteren Theile sehr nahe. Die Gefässbündel laufen um die Schutzschichten herum und führen im äusseren Theile Gerbstoffschläuche, während nach innen Siebröhren liegen, welche die Reaction nicht zeigen. Von den Gefässbündeln bis zur Epidermis enthält das Parenchym, nach letzterer zunehmend, Gerbstoff.

Um Berlin stellenweise auf Quercus sessiliflora (Woltersdorfer Schleuse).

Dryophanta verrucosa Schl. (Taf. VIII, Fig. 27 u. 28).
(Spathegaster verrucosus.)

Die walzenförmigen, oben häufig etwas dickeren, bis 8 mm langen und 3 mm dicken, grünlichgelben, besonders oben häufig roth angelaufenen Gallen vertreten am Ende des Mittelnervs oder grösseren Seitennervs mehr oder weniger das ganze Blatt und sitzen dann häufig zu mehreren gedrängt nahe dem Vegetationskegel inmitten der Blattknospe von Querc. pedunc. und sessiliflor., die jungen, noch in der Knospenlage befindlichen Blätter nicht oder wenig überragend. Häufig findet man auch zwei Gallen am Ende eines Mittelnervs eines verkürzten Blattes; sie gehen alsdann gespreizt auseinander. An der Grenze der Galle, im Gewebe des Blattstiels oder Mittelnervs, in dem Gallenboden, sind viel Stärke- und Oxalatkrystalle aufgespeichert und Gerbstoff stark vertreten. In die Galle selbst treten aus dem kleinzelligen Parenchym des Gallenbodens mit erst kleinzelligem, dann mehr gestrecktem Tüpfelparenchym, durch ein kurzes Stielchen einige Gefässbündel ein, bei

welchen man keine Gerbstoffschläuche bemerken kann und welche alsbald zwischen den gestreckten Tüpfelkanälen ungefähr in der Höhe, wo die Larvenkammer anfängt, endigen.

Das starkwandige Tüpfelparenchym, welches nur im unteren Theile der Galle vorhanden ist, geht alsbald in die längs nach oben gestreckten, besonders stark nach aussen verdickten, netzig porösen, abgerundeten Zellen der Schutzschicht über (Taf. VIII, Fig. 27 u. 28 B), welche oben am Kammerlochgewebe kleinzelliger wird, aber die 2—3 Zellschichten verdoppelt. Im Innern dieser Schicht befindet sich die Nährschicht (Taf. VIII, Fig. 27 u. 28A), welche zuerst aus ebensolchen, aber unverdickten Zellen besteht, welche nach innen zu stärker mit trübkörnigem Inhalte erfüllt sind. Die Nährschicht schliesst die langgestreckte Larvenhöhle ein, in welcher die älteren Larven wie auch später die Mumien mit dem Kopf nach dem Kammerloche zu liegen und seitlich, unterhalb der verstärkten Steinzellenschicht und der noch zu beschreibenden Siebzellenhaube, durch die dünne Seitenwand entschlüpfen. Auf der 2—3 Zellschichten starken Steinzellenschicht erhebt sich die papillöse, grosszellige Epidermis (Taf. VIII, Fig. 27 u. 28 C) als dicht stehende getrennte Zellen, welche nur mit der unteren Seite aufgewachsen sind. Die obere, abgerundete Spitze, in der Nähe der Narbe, zeigt häufig Vertiefungen und hier sitzen die Epidermiszellen auf Parenchym, welches an den Einschnitten kleinzelliger bleibt (Taf. VIII, Fig. 27D). Unter diesem Parenchym der unteren, mehrreihigen Steinzellenschicht haubenartig aufsitzend, befindet sich ein interessantes Gewebe (Taf. VIII, Fig. 27), welches zuerst wie ein Cambium, mit zur Larve tangential gestreckten, radial gestellten Zellen (Fig. 27 bei a), aussieht. Alsdann strecken sich die Zellen in radialer Richtung und die übereinander liegenden, tangentialen Wände erhalten Siebplatten, während die Seitenwände solche Perforationen in Form eines rechtwinkeligen Dreiecks zeigen. Die tangentialen Wände verschwinden und bleiben als Leisten und zuletzt kaum noch als Verdickungen der radialen Wände übrig, was bei den letzteren eine wellige Verknitterung, wie ich bei der Megaptera-Galle ebenfalls erwähnt und bei mehreren Dryophanta-Gallen bemerkt habe, zur Folge hat (Fig. 27 bei b).

Der Gerbstoff der Galle ist gering, während er in der Nähe der Ansatzstelle im Gallenboden stark auftritt. Nur die Epidermiszellen und das Parenchym in der Nähe der Narbe enthält etwas

Gerbstoff und zeigt stärkere Reaction, je rother es vorher erscheint. Stärkekörner konnte ich ebenfalls in der Galle nicht bemerken, während der Gallenboden damit erfüllt war.

Gegen die Reife findet man häufig Pilzhyphen den Epidermiszellen um- und eingelagert.

Um Berlin häufig, doch scheinbar nicht so stark wie die Divisa-Galle, ihre agame Form, auftretend.

Rhodites Rosarum Gir.

Die Gallen auf Rosa canina sind meist rund, mehr oder weniger von der Narbe gegen den Fuss zusammengedrückt und haben so bei einer Höhe von ca. 5 mm eine Breite von 6 mm im Durchmesser. Die Oberfläche ist meist glatt, seltener mit einzelligen Härchen versehen, während die Galle auf Rosa rubiginosa mit kopfigen, vielzelligen Haaren dicht besetzt ist. Sie ist meist heller als die von Rhod. eglanteriae gefärbt, theilweise roth angelaufen, während dieselben auf Rosa tomentosa, welche mit einzelligen Härchen besetzt sind, durchweg blass aussehen. Von Anfang Juni bis in den September hinein trifft man junge Anfänge wie ausgewachsene Gallen in grosser Menge auf der Ober- und Unterseite der Blätter, an den Blattstielen, den Kelchzipfeln und Fruchthüllen.

In der Epidermis (Spaltöffnung Taf. VII, Fig. 18) ist häufig rother Gerbstoff gelöst und die nächsten sechs Zellreihen enthalten meist Gerbstoff in geschlossener Reihe, alsdann folgen maschig angeordnet Gerbstoffbrücken, Gruppen und vereinzelte Zellen, welche an den ungefähr in der Mitte der Gallenwandung verlaufenden, zahlreichen seitlich hin- und hergebogenen Gefässbündeln reihenweise angeordnet sind. Einige Zellreihen vor der Nährschicht, sowie besonders letztere selbst, sind frei davon. Der Fuss ist in der mittleren Partie frei von Gerbstoff. Stärke befindet sich auf beiden Seiten der Gefässbündelzone, nach der Epidermis zu abnehmend, nach innen etwas gedrängter bis in die äussere Schicht des Nährgewebes.

Im Phloëmtheil des Bündels findet man häufig Stärke und Gerbstoff in langen Schläuchen beisammen. Sie liegen vom Hadrom meist nach aussen.

Eine eigentliche Schutzschicht ist nicht vorhanden; jedoch zeigt bei der Reife das Parenchym vereinzelte Tüpfel.

Um Berlin sehr verbreitet.

Rhodites eglanteriae Hart.

Kugelrunde, ca. 5 mm im Durchmesser erreichende, hellgrünliche, meist stark roth angelaufene Gallen auf der Unter- und Oberseite der Blätter, an den Blattstielen, auf den Kelchzipfeln und der Fruchthülle von Rosa canina. Sie sind in den verschiedensten Entwickelungsstadien von Juni bis September zu finden.

Gerbstoff als rother befindet sich meist in den Epidermiszellen. Die äusseren Zellschichten enthalten in geschlossener Reihe Gerbstoff. Nach der starkwandigen, getüpfelten und früh verholzenden Schutzschicht wird er geringer und ist in derselben auf einzelne Gruppen und Brücken nach den Bündeln beschränkt. In den Gefässbündeln sind Gerbstoffschläuche, welche von gerbstoffhaltigen Zellen begleitet werden. Der mittlere Fuss ist meist gerbstofffrei.

Stärke befindet sich in der Nährschicht am Rande der Schutzschicht, in letzterer wenig und im äusseren Parenchym nach der Epidermis abnehmend.

Häufig in der ganzen Gegend um Berlin.

Neuroterus Réaumuri Hart. (Taf. IX, Fig. 32).

(N. numismatis Oliv.)

Nach Adler agame Form von *Spathegaster vesicatrix Schlechtendal.*

Die Galle kommt fast ausschliesslich auf der Unterseite der Blätter vor und gewöhnlich in grossen Massen dicht nebeneinander unregelmässig oder auch in Reihen parallel den Rippen. Ich fand sie auf Querc. pedunculata und sessiliflora. Kurz nach dem Entstehen sieht man sie als weisse Haarpünktchen an den Blättern, bald färben sie sich roth, während auf der Oberseite des Blattes, wo die Wundstelle des Stiches als Oeffnung noch lange zu sehen ist[1]), ein gelbes Fleckchen die Galle noch eher finden lässt, da sie auf der Unterseite noch weniger markirt erscheint. Nach Schluss

1) Vergleiche: Beyerinck, Entwickelungsphasen.

des Kammerloches[1]) tritt im gelben Fleckchen der Oberseite ein rothes Pünktchen, die Narbe, auf, und durch dieses kann man schon die unter dem Blatte befindlichen Gallen als Réaumuri-Gallen erkennen, da die Malpighii- und Laeviusculus-Gallen nur gelbe Fleckchen zeigen.

Der innere Bau ist der Malpighii- und Laeviusculus-Galle sehr ähnlich, so dass ich die drei hier gleich zusammen beschreiben will.

Die drei Gallen erheben sich gewöhnlich an Seitennerven zweiten und dritten Grades. Der Fuss reicht bis zur gegenüberliegenden Epidermis, in welcher sich das Kammerloch befindet. Innen ist derselbe von saftigem, lockerem, grosszelligem Parenchym, wie bei den meisten freien Gallen, erfüllt, um welches die Gefässbündel wellig biegen und durch das sehr kurze Stielchen cylindrisch, dann sich trichterartig und platt ausbreitend nur an der unteren Seite des Gallendaches nicht ganz bis zum Rande verlaufen. Unterhalb der Gefässbündelzone begleitet diese vom Stiel nicht ganz in ihrer Länge eine ebenso plantrichterförmige Steinzellenschicht. Oberhalb der Gefässbündel liegt gleichfalls eine linsenförmige Steinzellenschicht, welche im Innern die Nährschicht und die Larvenhöhle birgt. In der letzteren Schutzschicht decken sich die inneren genäherten Steinzellen des schmäleren Randes zahnartig schief nach aussen, während die Zellen des Nährgewebes in concentrischen Kreisen um die Larvenkammer angeordnet sind. Bei der Réaumuri-Galle biegt sich der kurze Rand der Schutzschicht leicht nach oben, während dieser Rand bei der Malpighii- und Laeviusculus-Galle sehr breit in die Ebene gestreckt ist und stets bis zum Ende von den Gefässbündeln begleitet wird.

Die Stärkeschicht, welche bei den drei Gallen die erwähnten Schichten bis zum Stiel umgiebt, ist bei der Réaumuri-Galle im Verticalschnitt nierenförmig, die Ausbuchtung liegt dem Fuss gegenüber, bei der Malpighii-Galle flach konisch mit abgerundeter Spitze, bei der Laeviusculus-Galle zitzenförmig, flacher mit kleiner, centraler Warze. Auf der Ausbuchtung und dem umgebenden Ringwall des Stärkeparenchyms der Réaumuri-Galle sitzt noch ein dünnwandiges, stärkefreies Parenchym, in der Vertiefung schmaler, breiter auf dem

---

1) So nennt Beyerinck die Stelle, an welcher sich das Gallplastem schliesst.

Ringwall und auf diesem trägt die Galle die langen, einzelligen Haare, welche bis zum Stiel herumbiegen. Die Malpighii-Galle ist bis zur Epidermis mit Stärke erfüllt, während bei der Laeviusculus-Galle unterhalb der oberen Epidermis eine cambiumartige Zone vorhanden ist, deren Zellen auch, wie die übrigen des Stärkeparenchyms, in radialer Anordnung zur Larvenkammer stehen, aber in dieser Richtung noch sehr schmal sind.

Die eben erwähnte cambiale Zone wächst erst nach dem Abfallen der Galle weiter aus, und dieses Wachsthum bemerkt man auch an der unteren Fläche bei der Malpighii-Galle. Diese Gallen wachsen noch als isolirte Körper weiter, d. h. es entsteht an den erwähnten Stellen eine Zellstreckung in radialer Richtung zur Larve.

In der Réaumuri-Galle befindet sich Gerbstoff stark, besonders als rother, in den Haaren, der Epidermis und den nächsten Zellschichten geschlossen. Die gerbstofferfüllten rothen, einzelligen Haare trocknen alsbald aus, der Gerbstoff oxydirt sich zum Phlobaphen, welches den Haaren die braune Farbe und mit der inneren Luft den seidenartigen Glanz giebt. Ausserdem ist Gerbstoff stark in den Schläuchen der Gefässbündel vorhanden und grosse Gerbstoffbrücken durchziehen die Stärkeschicht von unten nach oben. Die gerbstoffhaltigen Zellen können natürlich auch voll von Stärke sein. Das Parenchym innerhalb des Fusses ist frei von Gerbstoff. Die junge, noch nicht roth gefärbte Galle enthält den Gerbstoff gleichmässig vertheilt, es erscheinen zahlreiche Oxalatkrystalle, und mit dem Auftreten von Tüpfelparenchym und Schutzschicht wird er im Rande stärker und setzt sich als rother Gerbstoff in den Zellen und den noch kurzen Haaren ab. Jetzt beginnt sich die Stärke in den Zellen einzulagern, welche die Galle noch nach dem Abfall dicht füllt. Unter der oberen Epidermis ist eine cambiale Zone, wie bei der Laeviusculus-Galle vorhin bemerkt war, welche alsdann zu dem haubenartigen Parenchym auswächst und dann die langen, braunglänzenden Haare trägt. Vor dem Blattfall lösen sie sich ab und fallen zur Erde, wobei sie vielfach in Spinngewebe hängen bleiben.

Die Galle ist um Berlin gemein.

Neuroterus Malpighii Hart. (Taf. IX, Fig. 34, linke Hälfte).
(N. lenticularis Ol.)
Nach Adler agame Form von *Spathegaster baccarum Linné.*

Platte, mit vielen Haarbüscheln von vier bis zehn einzelligen, rothen oder braunen Haaren besetzte blass grünlichgelbe, seltener besonders am Rande roth angelaufene Gallen von 5—6 mm in der Breite. Sie sitzen grösstentheils auf der Unterseite des Blattes oft gehäuft wie die Réaumuri-Galle. In früher Jugend sind sie mit weissen, bald roth werdenden Haaren dicht bedeckt. Nur Gallen, welche sich unter dichtem Gebüsch entwickeln, behalten weisse Haare. Die Zellen des Parenchyms stehen in radialer Anordnung zur Larvenkammer, strecken sich auch in dieser Richtung und theilen sich durch tangentiale Wände, während diejenigen in der Nähe der Gefässbündel sich parallel zu diesen strecken. Die weitere innere Anordnung ist bei der Réaumuri-Galle angegeben. Luftspalten mit darunter liegender Athemhöhle habe ich vielfach in der Nähe der Haarbüschel beobachtet; am Rande der Unterseite zeigen sich um diese hellere Luftflecke.

Rother Gerbstoff befindet sich in den Haarbüscheln, wo er, wie bei der Réaumuri-Galle, bald in sein Phlobaphen übergeht, seltener in den Epidermiszellen.

Die Epidermis und besonders die darunter liegenden Zellen halten Gerbstoff, welcher besonders im Rande der Scheibe weiter nach innen tritt. Von der oberen und unteren Epidermis gehen zahlreiche starke Gerbstoffbrücken zu den Schutzschichten. Stark ist Gerbstoff in den Schläuchen der Gefässbündel enthalten, während der innere Fuss der Galle, wie die Nährschicht, frei ist.

Stärke ist stark bis in die Epidermiszellen abgelagert.

In der ganzen Gegend um Berlin gemein.

Neuroterus laeviusculus Schenck (Taf. IX, Fig. 34, rechte Hälfte).
(N. pezizaeformis Schlecht.)
Nach Adler agame Form von *Spathegaster albipes Schenck.*

Platte, grünlichgelbe, meist aber dunkelpurpurrothe Gallen, welche auf der unteren, fast zur Hälfte auch auf der oberen Seite des Blattes von Querc. pedunculata und sessiliflora meist zerstreut und nicht gehäuft vorkommen.

Im Jugendzustande ist sie der Malpighii-Galle fast gleich, verliert mehr oder weniger vollständig die Behaarung und ist am Rande häufig etwas ausgeschnitten. Sie ist selten breiter als die Malpighii-Galle, aber flacher. Die Epidermis ist meist mit rothem Gerbstoff erfüllt, sonst verhält sie sich wie die Malpighii-Galle und der innere Bau ist bei der Réaumuri-Galle angegeben.

Vor dem Laubfall löst sie sich wie die Réaumuri- und Malpighii-Galle und fällt zur Erde.

In der ganzen Gegend um Berlin gemein.

Andricus solitarius Fonsc.
(Cynips ferruginea Hart.)

Die Galle erscheint zuerst als kleines, rothes, behaartes Spitzchen meist aus den End(zweig)knospen der unteren Zweige von Hochstämmen der Querc. pedunculata und sessiliflora. Bald trocknet (im Juni) durch die Poren der Haare der meist aus rothem Gerbstoff bestehende Inhalt der Haare und einiger Zellschichten aus, oxydirt sich zu Phlobaphen und die nun braunen Zellschichten überziehen mit den ebenso gefärbten Haaren die junge Galle als brauner Filz, welcher durch mechanische Einflüsse verloren gehen kann (Taf. VII, Fig. 26 A). Die nun an die Oberfläche der Galle gelangenden Zellschichten bestehen aus Sklerenchym und von der obersten Lage ist die, natürlich stark mit Kanälen durchsetzte, äussere Wand so dick, dass man bei oberflächlicher Betrachtung dieselbe auf Längs- und Querschnitten für ein Palissadengewebe halten könnte (Taf. VII, Fig. 26 B).

Das kleinzellige, doch starkwandige Tüpfelparenchym des Fusses geht plötzlich in ein grosslumiges Tüpfelparenchym mit langen Tüpfelkanälen des Stiels über, welches in seinem Innern zahlreiche Oxalatkrystalle und Stärke eingeschlossen enthält.

Wenn die Galle die oberen Zellschichten abgeworfen hat, verlaufen ca. 30 Gefässbündelstränge wellig nach der Spitze zu. Das hauptsächlich aus Netzgefässen bestehende centrale Hadrom ist nach aussen von gerbstoffführenden Siebröhren mit länglichen Wandspalten umgeben, während nach innen dasselbe von engeren, sehr langen mit weniger Poren versehenen Schläuchen begrenzt ist, welche keinen Gerbstoff enthalten. Letztere grenzen an die starkwandige

Schutzschicht, welche mit dem Nahrungsgewebe die Larvenkammer umgiebt. Die Spitze wird wieder von langen Tüpfelkanälen gebildet, welche durch die schief gestellten Siebplatten mehr den Eindruck von Siebröhren machen. Die Tüpfel sind theilweise von einer wulstigen Verdickung, welche oft mehrere Tüpfel verbindet, umgeben.

Gerbstoff ist mit Ausnahme der Schutz- und Nährschicht im ganzen übrigen Parenchym gleich stark und in den schon erwähnten Schläuchen vorhanden.

Stärke befindet sich im Stiel, in der Spitze und hauptsächlich in der Umgebung der Bündel.

Häufig auf dem rechten Spreeufer vor Berlin.

Kollari-Gallen werden scheinbar durch das Auftreten dieser Galle selten.

Trigonaspis renum Gir.

Agame Form von *Trigonaspis megaptera Pz.*

Wiewohl die Trigonaspis megaptera ihre Eier schon im Juni in junge, halberwachsene, noch hellgrüne Blätter der Querc. pedunculata und sessiliflora ablegt, erscheinen die Gallen, welche die Renum-Wespe hervorbringen, erst im Herbste, meist gehäuft auf der Unterseite an den Rippen entlang als grünlichgelbe, häufig roth angelaufene, längliche, nierenförmige, bis 3 mm lange (in horizontaler Richtung) Gallen, welche sich vor dem Laubfall lösen und auf der feuchten Erde über Winter noch an Grösse zunehmen.

Der innere Fuss der Galle ist frei von Gerbstoff. Die Gerbstoffschläuche liegen in den Gefässbündeln, welche zu sechs bis acht innerhalb des Gallendaches hochlaufen, nach aussen. Von der kleinzelligen Epidermis nimmt der Gerbstoffgehalt nach innen ab.

Stärke ist gedrängt von der Schutzschicht bis zur Epidermis abgelagert.

Um Berlin häufig, besonders an den beiden Spreeufern (Johannisthal, Grünau).

Trigonaspis megaptera Pz.

Bis ca. 7 mm im Durchmesser, preisselbeerfarbene, nach dem Kammerloch häufig in eine oder mehrere gerade oder gekrümmte Spitzen auslaufende Gallen, welche entweder gedrängt auf den Kryptoblasten des Wurzelstocks mehrjähriger Eichen in der Erde

oder auf den Augen von Eichensämlingen und hier häufig neben der Endknospe eines ausgewachsenen und beblätterten, jungen Zweiges sitzen, wenn die Gallenwirkung nicht die obere Partie des Vegetationskegels erfasst hat.

Die Nährschicht ist grosszellig, schliesst am Kammerloch nicht ganz, da hier noch grössere birnförmige Zellen (Taf. VII, Fig. 23) papillös in die Larvenkammer hineinragen, welche netzig getüpfelt sind und hellen, nicht granulösen Inhalt besitzen. Im Kammerlochgewebe streckt sich ausserdem die Steinzellenschicht als starkwandiges Tüpfelparenchym spitzenartig durch das Rindenparenchym (Taf. VII, Fig. 23 C) und besonders mittlere lange Steinzellgruppen laufen geschlossen oder zu mehreren Zweigen getheilt nach der Epidermis und hier in die schon erwähnten Spitzchen aus, welche auf ihrem Scheitel Luftspalten tragen. Luftspalten (Taf. VI, Fig. 10) findet man auch zwischen den übrigen convex hervortretenden Epidermiszellen.

Auf die Larvenkammer folgt die Nährschicht, deren lose Zellen mit granulösem Inhalte netzig getüpfelt sind, alsdann die Schutzschicht mit tangential gestreckten, abgerundeten, stark netzig verdickten Zellen (Taf. VIII, Fig. 31), hierauf starkwandiges, eckiges Tüpfelparenchym, in welches die Gefässbündel einlaufen und das in der Richtung derselben, wie auch in radialer Richtung gestreckt ist, alsdann eine dünnwandige Schicht mit wenigen Tüpfeln, deren radiale Wände engwellig geknittert sind und wohl eine ähnliche Verwandelung wie das Tüpfelgewebe in der Haube der Verrucosa-Galle durchgemacht haben. Endlich folgt das Rindenparenchym mit der kleinzelligeren Epidermis in ziemlich radialer Anordnung mit vereinzelten, besonders zur Reife auftretenden Tüpfeln.

Ausser in den Schläuchen der Bündel und diese begleitenden Zellen kommt Gerbstoff stärker in der Epidermis vor und nimmt nach innen bis zur Schutzschicht ab. Die häufig am Fuss sitzenden Schuppen enthalten auch im Rande Gerbstoff, welcher meist schon als Phlobaphen abgelagert ist.

Stärke befindet sich in dem äusseren Rande der Nährschicht, wie auch stark im Rindenparenchym.

Um Berlin häufig, besonders an den Spreeufern.

Andricus corticis Hart. (Taf. IX, Fig. 33).

Die Galle findet man in Reihen oder in Gruppen dicht gedrängt oder vereinzelt im Callusgewebe von Frostrissen an Eichenhochstämmen eingesenkt (Fig. 33 bis XX) wie Zähne im Kinnbacken. Sie sind oben breiter, abgerundet und gehen nach unten spitzer zu. Die Gestalt und Grösse ist die eines Maiskorns, durch gegenseitigen Druck seitlich abgeplattet und kantig.

Die Gefässbündel treten durch die untere, etwas abgerundete Spitze in die Galle ein, verzweigen sich, steigen zwischen Epidermis und Schutzschicht aufwärts und endigen entweder in letzterer oder gehen bis in die fleischige, dicke, obere Haube, welche allein aus dem Callus herausragt, und verlaufen hier bogig. Die Schutzschicht ist nach der oberen, fleischigen Haube und seitlich am stärksten als starkwandiges Tüpfelparenchym ausgebildet, während sie nach unten dünnwandiger wird und fast aufhört. Im Innern liegt die Nährschicht mit der Larvenkammer. Die Galle fühlt sich fettig an.

Die Epidermis ist kleinzelliger, oft mit rothem Gerbstoff erfüllt und zeigt Luftspalten (Taf. VII, Fig. 20).

Gerbstoff ist ausserhalb der Bündel fast gleich stark, mehr in den äusseren Partien der Haube und in den Schläuchen vertreten.

Stärke ist besonders stark im unteren Theile der Galle um die Gefässbündel, in der äusseren Nährschicht, doch auch in der Haube abgelagert.

Um Berlin stellenweise häufig.

Andricus inflator Hart. (Taf. IX, Fig. 35).

Sexuelle Form von *A. globuli Hart.*

Die Galle ist im ganzen Jahre als spindelförmige Endverdickung eines Zweiges von ca. 12 mm Länge und 8 mm Dicke an Quercus pedunculata, seltener an sessiliflora zu finden. Im Mai ist die Galle grün und trägt am Ende ein schön rothes Mützchen, welches von rothen, einzelligen Härchen umsäumt ist. Die Galle trägt ausserhalb Blätter und Knospen, welche später zu Zweigen auswachsen, während das Mützchen abtrocknet und die offene, hohle, verholzte Spindel der Galle am Baume verbleibt. Als verkürzter Zweig, dem der Haupttrieb fehlt, bewirkt sie eine reiche Verästelung.

Die grösste Masse dieses Gallenkörpers können wir hier als Gallenboden bezeichnen, in welchen die eigentliche Galle eingesenkt ist.

Betrachten wir einen dünnen, mittleren Längsschnitt, so sehen wir die Gefässbündel im Fusse fast unter einem rechten Winkel auseinanderbiegen und ungefähr parallel zur Aussenwand, nach Blättern und Knospen mit Abzweigungen versehen, bis in die Nähe des erwähnten Haarsaumes am Mützchen verlaufen.

Unten zwischen den divergirenden Gefässbündeln liegt ein konischer abgerundeter Fleck, welcher von stark Gerbstoff führenden lockeren Zellen gebildet wird, und an dessen spitzerem Ende man einen sich verjüngenden Faden seitlich bis zu den Gefässbündeln hinüberragen sieht, welchen man alsbald als Eistiel erkennt. Das abgegrenzte Gerbstoffparenchym bezeichnet den Ort, an welchem das Wespenei lag (Taf. IX, Fig. 35 F).

Das aussen kleinzelligere und gerbstoffreichere Mützchen besteht aus isodiametrischen Parenchymzellen mit vereinzelten Tüpfeln, welches als netzig verdicktes und getüpfeltes, wenig Chlorophyll, aber stärker Gerbstoff führendes Gewebe mit besonders innen grossen und längsgestreckten Zellen in den Gallenboden hinabsteigt und eine langgestreckte, runde Höhlung bildet. Ungefähr in $^1/_3$ seiner Höhe ist aus demselben Gewebe ein zweites spitzes, inneres Mützchen gebildet, dessen Zellen nach der Spitze zu langgestreckt an den Enden frei haarartig in den oberen Hohlraum hineinragen und ebenfalls gerbstoffreich sind. Von dem inneren Mützchen und der unteren Wölbung des zuvor beschriebenen Gewebes wird eine drei- bis vierreihige Steinzellenschicht mit tangential zur Larve gestreckten Zellen eingeschlossen, an welche sich nach innen die 5—8 Zelllagen starke Nährschicht mit grosslumigen, schlauchartig in die Larvenkammer vorspringenden, mit trübkörniger Masse erfüllten, netzig verdickt und getüpfelten Zellen anschliesst (Taf. IX, Fig. 37 B u. C).

Das sich an das äussere Mützchen anschliessende und das innere Mützchen bildende Gewebe ist innerhalb des Gallenbodens von einer 3—4 Zellreihen zählenden dünnwandigen, gerbstofffreien Schicht rings umschlossen (Taf. IX, Fig. 35 D).

Diese Schicht zeigte mir theilweise tangential zur Larvenkammer herumlaufende Siebröhren und Reihen kubischer Zellen (Taf. IX, Fig. 36). Wohl sah ich in den kubischen Zellen deutlich einzelne Siebplatten,

glaubte mich aber stets wieder getäuscht zu haben, als ich an gegenüberliegenden Wandungen (an den zur Larve radial gestellten) der kubischen Zellen sphärische Oxalatdrusen bemerkte, welche sich aufzulösen und in einzelne Kryställchen zu zerfallen schienen.

Oftmals wechselte ich das Bild und war endlich überzeugt, dass sich unterhalb jedes Kryställchens, wo die Spitzen der Krystalldruse an die Wand stiessen, ein Porus vorhanden war, da die ringförmigen, scharf begrenzten Interferenzfransen eben nur von Löchern in der Membran herrühren konnten. Die Oxalatdrusen waren also die Erzeuger der Siebplatten.

Ausserhalb dieser Siebzellenscheide schliesst sich Parenchym an, welches vereinzelte Tüpfel trägt. Es enthält wenig Chlorophyll, in der Nähe der Scheide noch viel Oxalatkrystalle und Stärke sowie Gerbstoffzellen in mehreren parallelen Schnüren. Dieses Parenchym, welches seine Hauptausdehnung unterhalb der eigentlichen Galle besitzt, ist mit Stärke und Gerbstoff erfüllt.

Der Gerbstoff, welcher hier zuerst in unregelmässigen Zellgruppen, doch fast gleichmässig vertheilt ist, schliesst sich bei weiterer Reife, wie in dem Gemmae-Gallenboden, zu Maschen oder Zellen netzig aneinander, so dass die Zellwandungen oder das Gewebe des Netzes den gerbstoffführenden Zellen entsprechen und von diesen eingeschlossen fast gerbstofffreie Zellen mit starker Wandverdickung als Steinzellennester den Zelleninhalt resp. die Löcher des Netzes bilden.

Die Gefässbündel mit Gerbstoffschläuchen enden, wie schon bemerkt, an dem gerbstoffführenden Haarsaum des Mützchens und kommen im oberen Verlauf der Siebscheide sehr nahe.

Das ausserhalb dieser Gefässbündel liegende, später auch theilweise zu Steinzellennestern umgebildete Parenchym enthält im Ganzen weniger Gerbstoff und Stärke. Die gerbstoffführenden Zellen bilden am Aussenrande mehrere geschlossene Reihen, von denen Brücken zu den Gefässen laufen und besonders auch die Gefässe in parallelen Schnüren begleiten.

Wo eine Knospe oder ein Blattstiel entspringt, zeigt sich Gerbstoff gehäuft und besetzt besonders den äusseren Rand derselben.

In der ganzen Gegend um Berlin gemein.

Andricus curvator Hart.

Die sexuelle Form von *Andricus collaris Hart.*[1])

Die Galle bildet längliche, unförmige Verdickungen, besonders an der Basis der Blätter an stärkeren Nerven. Die grüne Galle erhebt sich beiderseits, gewöhnlich stärker auf der Oberseite des Blattes und ist meist ca. 12 mm lang, 9 mm breit und 7 mm hoch.

Diese Gallen bewirken meist eine starke Fältelung des Blattes um die Galle herum, wodurch die Blattspreite nicht selten nach der Oberseite umgeschlagen wird. Sie treten an den Blättern von Querc. pedunculata und sessiliflora auf und schliessen meist 2—3 Embryonen ein. Die Gallen liegen in der Verdickung in verschiedener Höhe, gewöhnlich hat jede für sich ihre eigene äussere Höhlung.

Auf die trübkörnige und gerbstofffreie Nährschicht um die Larvenhöhle folgt eine starkwandige Steinzellenschicht von 2—3 Zelllagen.

Hieran schliesst sich eine dünnwandige, in der Jugend wie ein Cambium aussehende, 6—7 Zellreihen dicke, gerbstofffreie Schicht, welche später Siebplatten, wie die Siebscheide bei der Inflator-Galle, bekommt und da die Gewebe ausserhalb dieser Schicht weiterwachsen, während die kugelrunde oder längliche Steinzellenschicht bei einem Durchmesser von ca. 3 mm stehen bleibt, so reisst dies Gewebe und bleibt als hellbräunlicher Ueberzug auf der Steinzellenschicht und als fädiges, halbtrockenes Gewebe an dem äusseren Gewebe hängen. Stets aber sitzt die Galle vor dem Ausfliegen des Insects irgendwo in der geräumigen Höhlung durch dieses Gewebe an. Die dünnwandige Siebscheide wird nach aussen von starkwandigem, zuerst kleinzelligem Parenchym umschlossen, welches später zur Reife die Innenwandung des grossen Hohlraums bildet und alsdann in der äusseren Schicht zu einem 2—3 Zellen starken Steinzellengewebe umgewandelt ist. Als Parenchym hält dieses Gewebe viele der inneren Wandung parallele Schnüre von Gerbstoff-Stärke-Zellen und bis in dieses Parenchym verlaufen auch die Gefässbündel.

---

1) Der Vermerk bei Generationswechsel geschieht nach Adler. Beyerinck hat diesen heterogenetischen Zusammenhang zum Theil bestätigt. Bei einzelnen Kulturen konnte ich mich ebenfalls überzeugen.

Das darauffolgende Parenchym, welches die Hauptmasse der Verdickung ausmacht, ist grosszelliger, zeigt vereinzelte Tüpfelung und besonders auf der unteren Hälfte nach der Blattunterseite ein Gefässbündelnetz. Die hin- und herbiegenden Gefässbündel werden von Gerbstoff- und Stärkezellen in parallelen Schnüren oder als Gruppen vereint begleitet. Die Epidermis hält 5—8 Zellreihen breit geschlossen Gerbstoff, welcher zu den Gefässbündeln in Gruppen und Brücken übergeht. In der oberen Hälfte ist der Gerbstoffgehalt geringer.

Die Galle verbleibt nach dem Ausschlüpfen des Insects mit dem Blatte noch lange Zeit am Baume.

Um Berlin sehr häufig.

Rhodites spinosissimae Gir.

Diese Galle, welche, wie die Eglanteriae- und Rosarum-Galle, als Einzelgalle und auch, wie der Bedeguar, als zusammengesetzte auftritt, hat ungefähr das Volumen einer Rosarum-Galle für jede Larve. Ich fand dieselben als Blatt- und Blattstiel- oder Kelchzipfel-Verdickungen an Rosa canina, wobei häufig eine Verbiegung des befallenen Organs zu beobachten ist. Sie ist meist grün, mitunter roth angelaufen oder gegen die Reife mit dem Blatte gelb geworden.

Gerbstoff befindet sich geschlossen in der Epidermis und angrenzenden Zellschichten. In den Blattgallen gehen Gerbstoffbrücken von der oberen Epidermis zur unteren, sowie auch bei den Stielgallen von der Epidermis zu den Gefässbündeln, welche das, den grössten Theil der Verdickung ausmachende Tüpfelparenchym durchlaufen. Tüpfelkanäle erstrecken sich von der Oberseite nach der Unterseite. Die Zellen werden nach der Larvenhöhle zu zartwandiger, die eigentliche Nährschicht hat granulösen Inhalt.

Stärke befindet sich in der ganzen Galle bis in die Nährschicht hinein.

Sehr häufig in der ganzen Umgegend von Berlin.

Rhodites Rosae L.

Die Bedeguare, Rosenkönige, Schlafäpfel, Schlafkunzen, Rosenschwämme, Fungus rosarum, Spongia Cynosbati sind die bekannten

Gallen der Rose, welche von der Grösse einer Erbse bis zu der einer Faust auf Blättern, Blattstielen, Fruchthüllen und besonders an Zweigspitzen vorkommen, wo sie häufig einen ganzen Fruchtstand vertreten. Die haarartigen, wirr durcheinander hängenden, mehrere Centimeter langen Fäden sind mit seitlichen, häufig gegabelten oder nochmals ästigen, meist rechtwinkelig abstehenden Fädchen besetzt.

Auch findet man die Enden in Stückchen von normalen geknitterten Blatträndern verändert.

Gerbstoff befindet sich häufig als rother und besonders in jüngeren Gallen neben Chlorophyll in den Fäden und in den Epidermiszellen. Die Nährschicht um die eine oder vielen Larvenkammern ist frei davon, während das zwischen den Nährschichten liegende Parenchym Gerbstoff enthält, welcher nach der Epidermis zu stärker auftritt und von den Bündeln aus Gerbstoffbrücken nach der Epidermis sendet.

Stärke befindet sich in der ganzen Galle bis an die Nährschicht, nach der Epidermis abnehmend.

Die Gefässbündel verlaufen einige Zellschichten tief unter der Epidermis und schicken in jeden äusseren Faden ein Bündel, während sie nach innen hin- und hergebogen in der Nähe der Nährschicht enden.

Eine eigentliche Schutzschicht fehlt.

Das gesammte Parenchym ist beim Reifen der Galle getüpfelt und verholzt. Die Fäden erscheinen zuerst als vielzellige, rothe Höcker, beim weiteren Auswachsen werden sie gefiedert und mehr grün, sind noch sehr biegsam und werden beim Reifen brüchig.

Sehr gemein in der ganzen Gegend um Berlin.

Rhodites orthospinae Beyerinck.

Wie ich vorher bei der Rosarum-Galle eine Form mit kopfigen Haaren, welche sich an Rosa rubiginosa vorfindet, erwähnte, so haben wir an derselben Rose eine bedeguarähnliche Bildung, die Orthospinae-Galle.

Sie hat eine eiförmige oder nierenförmige, unregelmässig durch abgerundete Vorsprünge verästelte Form. Die Verästelungen liegen oft in einer Ebene und die Grösse der Galle schwankt zwischen der

einer Erbse und einer Faust. Sie sind häufig mit einer spaltenartigen Längsfurche versehen oder mit Blatträndern und sogar mit hervorschauenden Fruchthaaren geziert. Die Oberfläche ist mit geraden, konischen, bis 5 mm langen Dornen versehen, welche häufig reihenweise stehen und an der Basis einen Durchmesser bis 1 mm besitzen.

Mayr[1]) beschreibt sie mit unter Rhod. Rosae L. und mit dieser Galle hat sie eigentlich in botanischer Hinsicht alles bis auf die Dornen gemein, welche bei der Rosae-Galle durch lange Fäden mit kürzeren Nebenfäden ersetzt werden.

In der Epidermis und angrenzenden Zellen befindet sich häufig rother Gerbstoff und im übrigen Gewebe ist die Vertheilung dieselbe wie bei Rhod. Rosae angegeben.

Häufig bei Schmökwitz, Grünau, Rüdersdorfer Kalkberge.

Neuroterus albipes Schenck.

Sexuelle Form von *Neurot. laeviusculus Schenck.*

Die länglich-runde, hellgrünliche Galle ragt meist auf der Oberseite des Blattes von Querc. pedunculata, seltener auf sessiliflora in der Nähe des Mittelnervs hervor und hat einen Durchmesser bis 3 mm.

Der Blattrand ist bis zur Galle ausgebuchtet und dreht sich unterhalb der Galle als geöhrtes Läppchen. Nach dem Ausfliegen der Wespe wird die Galle blassgelblich und verbleibt am Blatte.

Die innere Anordnung und die Gerbstoff- und Stärkevertheilung ist dieselbe wie bei der Vesicatrix-Galle. Die Gefässbündel durchziehen in zarten Strängen fast nur die untere Galle.

Um Berlin häufig.

Neuroterus vesicatrix Schl.

Sexuelle Form von *Neurot. numismatis Oliv.*

Seichte, kreisrunde Verdickung des Blattes von Querc. pedunculata und sessiliflora, von 4 mm Durchmesser und 1 mm Höhe,

---

1) Die europäischen Cynipes-Gallen mit Ausschluss der auf Eichen vorkommenden Arten.

von der Blattfarbe, nach dem Ausschlüpfen der Wespe heller werdend und häufig einen dunkelgrünen Begrenzungsrand zeigend. Häufig bemerkt man oberseits, durch die Anordnung der Zellen hervorgebracht, fein radiale Streifung und im Centrum ein Wärzchen, die Narbe oder das Kammerloch der Galle. Das Kammerlochgewebe bildet eine knotige Verdickung der Epidermis und der chlorophyllhaltigen Schicht. Die untere Epidermis zeigt einige einzellige Haare.

Das Parenchym des Blattes geht beim Eintritt in die Galle in Tüpfelparenchym über, welches vor der Nährschicht starkwandiger ist.

Nur zarte Gefässstränge durchlaufen die subepidermale, zwei oder drei Reihen starke Chlorophyllschicht und besonders am inneren Rande. Nach innen findet man, wie im Chlorophyllgewebe, Stärke und dann die schmale Nährschicht. Ausser in den Schläuchen ist Gerbstoff sehr schwach, von der Epidermis zur Nährschicht abnehmend, vorhanden.

In der ganzen Gegend um Berlin häufig.

Neuroterus baccarum Linné.

Sexuelle Form von *Neurot. lenticularis Oliv.*

Runde, hellgrünliche, häufig roth gesprenkelte, durchscheinende, umschlossene Gallen an den Blättern von Querc. pedunculata von 8 mm Durchmesser. Das Ei wird meist an der Oberseite des Blattes abgelegt und hier findet man auch die Narbe des Kammerloches, während der grösste Theil der Galle nach unten durchwächst. Befinden sich hier aber bald erstarkende grössere Gefässstränge, so sieht man häufig, dass die Galle nach dieser Richtung bald aufgehalten wird und die grösste Ausdehnung der Galle nach der Oberseite des Blattes zu liegen kommt und dann auch hier meist in der oberen Mitte die Narbe trägt.

Das etwas kleinzelligere Gewebe des Fusses geht bald in ein sehr grosszelliges, in der Richtung der Gefässbündel und radial von der Larve zur Epidermis gestrecktes Parenchym mit weiten Intercellularräumen über. Im Innern bildet dieses Gewebe die etwas kleinzelligere Nährschicht, während es nach aussen von einer starkwandigeren, kleinzelligen Epidermis begrenzt wird, welche vereinzelte Tüpfel zeigt.

Die Galle enthält wenig Gerbstoff, von der Epidermis nach innen abnehmend, etwas mehr in den Schläuchen der Gefässbündel, welche inmitten des Gallendaches verlaufen. Der Gerbstoffgehalt ist geringer als in der sich anschliessenden Blattlamina.

Stärke ist nur in jungen Gallen an den Gefässbündeln abgelagert.

Um Berlin sehr häufig.

Neuroterus tricolor Hart.

Sexuelle Form von *Neurot. fumipennis Hartig.*

Entweder fast weisse, selten rosig angelaufene, mit langen, einzelligen, weissen oder roth gefärbten Haaren besetzte oder an älteren Blättern mehr grüne, fast unbehaarte, saftige Gallen von ca. 5 mm im Durchmesser an Querc. pedunculata, seltener an sessiliflora.

Selten findet man die Galle an der Stelle der Nebenblätter direct mit der Rinde verwachsen. Meist sitzen die Gallen, wie die Baccarum-Gallen, gehäuft an der Unterseite des Blattes zu zweien und mehreren verwachsen, während die Oberseite eine wenig convexe Stelle mit der Narbe trägt. Die Haare sind oft stark gerbstoffhaltig und sehr fettig, so dass sie die Gallen vor jeglicher Benetzung schützen. Im Uebrigen ist der innere Bau und der Gerbstoffgehalt derselbe wie bei der Baccarum-Galle.

Eine grosse, sich bis nach der Reife theilweise haltende Stärkemenge zeichnet diese Galle vor ähnlichen aus. Die Stärke ist hier ziemlich grosskörnig.

Um Berlin stellenweise häufig (Johannisthal).

Andricus pseudostreus n. sp.[1])

Die saftigen, blassgrünlichen Gallen sitzen vereinzelt an Querc. sessiliflora, besonders an der Basis der Blätter in der Nähe des Randes und haben äusserlich die Gestalt der Baccarum-Galle und deren Anheftungsart. Sie werden aber zur Reife gelb und bleiben prall nach dem Ausfliegen des Insects (Juni), während die Baccarum-, Tricolor-, Pseudodisticha-Gallen einschrumpfen. Sie haben einen

1) Die Beschreibung dieser Wespe muss ich mir noch vorbehalten.

Durchmesser von ca. 4 mm. Die Gefässbündel verlaufen in einem starkwandigeren, ca. acht Zellreihen breiten Tüpfelparenchym, welches nach innen an die 6—8 Zelllagen starke Nährschicht, nach aussen an das Rindenparenchym mit der kleinzelligeren Epidermis grenzt. Das Rindenparenchym bekommt in den äusseren Zellreihen wie in der Epidermis zur Reife leichte Tüpfelung.

Alles Uebrige wie bei der Baccarum-Galle.

Nur stellenweise (Woltersdorfer Schleuse).

Dryophanta pseudodisticha n. sp.[1]

Die blassgrünlichgelben, zur Reife mehr grauweisslichen Gallen haben häufig über 10 mm Durchmesser und sitzen vereinzelt an der Unterseite der Blätter, meist nahe der Basis, an den Blattstielen, sogar an der grünen Rinde der Sprosse von Querc. sessiliflora.

Sie zeigt ein noch grossmaschigeres Parenchym als die Baccarum-Galle, die kleinzelligeren Epidermiszellen und angrenzende Zellschichten sind nicht verstärkt, während die tangential zur Larvenkammer gestreckten, die eigentliche Nährschicht begrenzenden Zellen netzige Verdickung und Poren in netziger Anordnung, eine Schutzschicht, zeigen. Alles Uebrige hat sie mit der Baccarum-Galle gemein. Sie schrumpft nach dem Ausfliegen der Wespe stark ein und ist alsdann wie die Verrucosa-Galle häufig mit Pilzhyphen belegt und durchsetzt.

Nur stellenweise (Woltersdorfer Schleuse).

Nematus Capreae L.

(N. saliceti Dhlb., N. vallisnierii Hrt.)

An den Blättern der verschiedensten Weidenarten und deren Bastarde findet man die umschlossenen Gallen dieser Blattwespen in grosser Zahl.

Sie treten als länglichrunde Verdickungen beiderseits aus dem Blatte convex hervor und haben eine Längsrichtung, welche meist die Mitte zwischen der Richtung der Mittelrippe und der Seiten-

1) Die Beschreibung dieser Wespe muss ich mir noch vorbehalten.

nerven hält[1]). Die Galle wird meist über 10 mm lang, bis 5 und 8 mm breit und an den verschiedenen Weidenarten verschieden (besonders die untere Hälfte) dick. Die obere Hälfte der sonst blassgrünen Galle ist häufig schön roth angelaufen. Im Verticallängsschnitt sieht man die obere und untere halbmondförmige, äussere Schicht sich mit den Spitzen nähern, während die scheinbare Verlängerung der Blattfläche eine grüne, nach beiden Seiten schwach gewölbte Schicht bildet, zwischen der die langgestreckte Larvenkammer liegt.

In den Blättern befindet sich mehr Gerbstoff, in der oberen und zweiten Palissadenschicht und in den unteren Zellen des Schwammparenchyms, beide Lagen sind häufig durch Brücken verbunden. Die Gefässbündel des Blattes haben im Querschnitt eine länglichrunde Form. Das gerbstoffführende Phloëm schliesst den Xylemkörper ringsherum ein und theilt ihn durch eine Längsschicht in zwei Theile. Das noch in Reihen zwischen den Gefässen liegende Cambiform ist auch gerbstoffhaltig.

An der Stelle, wo die Galle in das Blatt übergeht, befindet sich sehr wenig Gerbstoff. Ebenso ist er in dem äusseren, grosszelligen Gewebe, welches getüpfelt ist und eine Zellstreckung von innen nach aussen zeigt, wenig und dann meist als rother Gerbstoff, stärker in der oberen Epidermis, vom Rande nach innen abnehmend, vorhanden.

Vor dem grünen Gewebe nimmt er wieder stark zu und ist in der grünen Schicht, besonders in der oberen Hälfte, stark vertreten. Das grüne, feinzellige, chlorophyllhaltige Gewebe umlaufen die Gefässbündel.

Das Stärke führende grüne Gewebe, welches hier wohl auch nur die gewöhnliche Larvennahrung der Blattwespen, die grünen Blätter, vertritt, wird nach Beyerinck[2]) von der Larve als jedenfalls besonders nahrhaftes Blattgewebe verspeist. Ist das grüne Gewebe verzehrt, so tritt Stärke und starker Gerbstoffgehalt auch im äusseren Parenchym auf.

Die Gallen sind wohl überall gemein.

---

1) Entwickelungsgeschichte und weitere Beschreibung der Galle siehe: Beyerinck, Bot. Zeitung, Jahrg. 46, No. 1 und 2.

2) Bot. Zeitung, Jahrg. 46, No. 1.

Nematus viminalis L.

(Nematus gallarum Hrt.) *(Tenthredo intercus Pz.)*

Die an Salix purpurea vorkommenden Gallen sind ähnlich wie die Baccarum-Galle, mit dem Blatte durch eine schmalere, meist längliche Anheftungsstelle verbunden. Sie sind zuerst hellgrün, später gelb und dunkelgelb mit rothen, später braunen Wärzchen [Lenticellen][1]) besetzt und haben häufig über 10 mm im Durchmesser. Sie ist länglichrund und läuft dem Fuss gegenüber häufig in eine oder auch mehrere abgerundete, kurze Spitzen aus. Es findet häufig Verwachsung mehrerer Gallen statt.

Gerbstoff befindet sich in der kleinzelligen, mit starker Cuticula bedeckten Epidermis und in den darauffolgenden ersten Zellschichten. Nach innen zu den Gefässbündeln verlaufen viele radiale Brücken. In den Gefässbündeln ist er in den Schläuchen stark vorhanden, und selbst in der Nährschicht tritt er bis zum inneren Rande auf.

Stärke befindet sich in den Zellen von der Epidermis bis in die dünnwandige Nährschicht.

In der Umgegend von Berlin stellenweise (Woltersdorfer Schleuse).

Nematus pedunculi Hrt.

Das an Salix aurita häufig vorkommende Cecidium ist aussen behaart, bleibt kleiner und ist in der ebenen Anheftungsstelle auf der Oberseite des Blattes etwas eingesunken und meist schön purpurroth gefärbt.

Im Uebrigen gilt das unter Nematus viminalis Gesagte.

Um Berlin stellenweise.

Aulax Hieracii Bouché.

Die Hieracii-Galle fand ich an Hieracium murorum L. in grosser Zahl. Sie tritt entweder aus dem Wurzelstock unterhalb der Blätter als unbehaarte, grüne oder roth angelaufene, freie Galle hervor oder, wie es am häufigsten zu beobachten ist, als umschlossene Galle, so dass sie entweder als unförmige Verdickung des ganzen

---

1) Beyerinck, Bot. Z. 1888, No. 2.

Stengelsprosses auftritt und dann mit den mehr oder weniger zur Gallenbildung verbrauchten Blättern fast auf der Erde sitzt oder sie tritt als Verdickung des Stengels in verschiedener Höhe auf, sogar häufig in den Zweigen der Inflorescenz und als Verdickung des Receptaculums, so dass die Blüthen theilweise verkümmert auf dem sich bildenden sphärischen Körper auseinandergerückt stehen. Da theilweise alles, bis auf die höher gelegenen Theile der Blüthen, Narben, Staubgefässe, Blumenkrone, zur Gallenbildung verbraucht wird, erscheinen die gelben, verkümmerten Blüthen der grünen Galle aufsitzend. Die Gallen sind meist vielkammerig, seltener findet man sie als einkammerige Gallen in der Mittelrippe der Blätter. Die umschlossenen Gallen zeigen eine stärkere Trichombildung als die gesunden Theile der Pflanze und beim Absterben bleiben die trocken liegenden Gallen von dem ausgetrockneten, luftigen Gewebe umschlossen, während diejenigen in der Nähe des Bodens häufig schon im September vermodern und die inneren Theile der Einzelgallen bis zur Schutzschicht als hanfkorngrosse, hellbraune Nüsschen in der humösen Masse verbleiben.

Die eigentliche Galle, welche im Innern der Verdickung mehr oder weniger in einen Hohlraum hineinragt, führt am wenigsten Gerbstoff; besonders ist das stark luftführende, grosszellige Parenchym davon frei, während die nicht verwachsenen Wölbungen mehrere Zelllagen breit Gerbstoff führen, da hier mehrere Zellschichten tief sich die collateralen Gefässbündel herumziehen, welche im Phloëmtheil mehr Gerbstoff enthalten. Das umschliessende Gewebe zeigt ziemlich gleichmässige schwache Reaction ohne Brücken. Nach der äusseren Epidermis ist die Reaction kräftiger, in den Kugeln der Kopfhaare befindet sich mehr Gerbstoff, und besonders stark ist er in den bis 1,5 mm langen Büschelhaaren, welche zur Hälfte Luft führen, an der Grenze dieser Luftschicht (Taf. VII, Fig. 25A). Die Zellkerne der Trichome und der Epidermis zeigen ebenfalls starke Reaction, während diejenige der Chlorophyllkörner geringer ist.

Stärke ist auf beiden Seiten der Gefässbündel, welche von aussen in der Steinzellenschicht münden, vorhanden.

Diese Steinzellenschicht bleibt lange dünnwandiges Tüpfelparenchym und verstärkt sich erst zur Zeit der Reife.

Die Nährschicht zeigt starke Eiweissreaction (Millon).

Sie unterscheidet sich von der Rosae- und Orthospinae-Galle

dadurch, dass sie eine besondere Schutzschicht um jede Larve bildet, während jene durch weiter um sich greifende Sklerose durchweg zu Steinzellen verwandelt werden.

Rings um Berlin sehr häufig.

Aulax Glechomae Hart. (Siehe Entwickelungsgeschichte, S. 98, 2.)

Gerbstoff enthält die Galle in den Gerbstoffschläuchen der Bündel und im Chlorophyllgewebe, nach der Epidermis etwas zunehmend. Häufig treten rothe Gerbstoffflecke in der Epidermis auf, welche sofort als schwarze Stellen erscheinen, wenn die Gallen in eisenhaltigen Aether geworfen werden.

Der Gerbstoffgehalt ist gering.

Um Berlin stellenweise (Johannisthal).

Lasioptera picta Meig.

Die Gallen fand ich an Rubus fruticosus L. und Idaeus L., an letzterem besonders häufig. Die Galle bildet eine Stengelverdickung bis über 30 mm Länge und 15 mm Dicke, ist mehrkammerig, sprengt die äussere Rinde, welche häufig als isolirte grüne Längsbänder die unförmig dazwischen herausragenden braunen Gallenstücke überziehen und nicht selten entstehen Lücken, so dass man quer hindurchsehen kann. Die Galle tritt auch an Blattstielen auf.

Der gesunde Stengel enthält im Mark keinen, im Xylemtheil in strahlig zum Mittelpunkt verlaufenden Procambiumschichten wenig, im Cambium sowie im ganzen übrigen Rindenparenchym, mit Ausnahme der Bastzellen, stark Gerbstoff.

Durch die Gallenwirkung erscheint das Xylem und auch das Phloëm mehr oder weniger aufgelöst als Gruppen zerstreut, während ein Gerbstoff und Stärke führendes Parenchym bis ins Mark, dieses auch verändernd, seine Stelle einnimmt und die wenig veränderte Aussenrinde vom Bast an mehrfach spaltet. Die bereits fungirenden Gefässe bleiben bestehen und werden nur aus ihrer Lage verschoben, während sich das dazwischen befindliche Procambium zum Gallplastem entwickelt. In dem von Gefässbündeln durchwundenen Parenchym liegen die Larvenkammern mit den Nährschichten. Das

Parenchym der Galle, wie das an der Gallenbildung theilnehmende Parenchym des Markes bekommt später Tüpfelung und verholzt.

Häufig befinden sich fünf Kammern im Kreise in den Ecken des fünfeckigen Holzkörpers; die Anordnung ist jedoch meist unregelmässiger.

Um Berlin stellenweise häufig (Johannisthal).

Diastrophus Mayri Reinh.

Die Galle tritt als spindelförmige Stengelverdickung bis 40 mm Länge und bis 10 mm Dicke an Potentilla argentea auf. Hier wird die Rinde selten durch die Gallenentwickelung durchbrochen; im Uebrigen ist die Entwickelung, wie die Vertheilung von Gerbstoff und Stärke der vorigen ähnlich.

Stellenweise (Wittenberg) bei Berlin (im Grunewald).

Cecidomyia salicis Schrk.

Die Gallmücke bewirkt lange, spindelförmige Stengelverdickungen der jungen Zweige, welche mehrere Larvenkammern einschliessen.

Ich fand sie häufig an Salix purpurea L. Der Holzkörper ist im gesunden Zweige geschlossen und umgiebt wellig das Mark, darauf folgt das ebenfalls wellige Cambium, weiter nach aussen das stark gerbstoffhaltige Phloëm, dann Bastzellen und das gerbstoffhaltige Rindenparenchym, welches nach der Epidermis reicher an Gerbstoff ist.

Durch die Gallenwirkung wird besonders der Holzkörper und das Phloëm bis zu dem Bast zersprengt und in viele Bündel aufgelöst, während sich das entstandene Parenchym ausdehnt und mit dem vorher gerbstofffreien Mark und theilweise mit dem Rindenparenchym ein Gewebe bildet, in welchem zu den Larvenkammern radiale Gerbstoffbrücken auftreten.

Stärke und Oxalatkrystalle lagern sich ab, während sich im Innern um die Larvenhöhle eine wenig Gerbstoff führende Nährschicht gebildet hat, welche zu der Larvenkammer radiale Zellreihen besitzt. Das Gallenparenchym geht zur Reife in Tüpfelparenchym über und verholzt. Die Galle bleibt nach dem Ausfliegen des Insects als holzige, durchbohrte Verdickung zurück.

Hier geschieht die Entwickelung der Galle auch von dem noch strahlig zwischen dem Xylem vorhandenen Procambium, welches sich durch den Gerbstoffgehalt und das enge Lumen auf Querschnitten von den übrigen Gefässen unterscheidet.

Um Berlin stellenweise (Woltersdorfer Schleuse).

Hormomyia Ptarmicae Vall.

Die Galle erscheint als Verdickung der Endknospe von Achillea Ptarmica L., welche durch die Larven in ihrem normalen Wachsthum gehemmt wird und mit etwas verdickten Blättern (Perigonblätter der Galle) in der Knospenlage verbleibt. Der Gallenboden ist ziemlich stark ausgebildet.

Im Uebrigen zeigt sie dasselbe wie die Galle von Cecidomyia Artemisiae und bildet an den Perigonblättern die mehrzelligen mit langer Endzelle vorhandenen Haare in der Nähe des Gallenbodens so um, dass sie kürzer mit kolbiger Spitze erscheinen, während die Querwände zu Siebplatten gelöst oder ganz resorbirt werden.

Um Berlin stellenweise häufig (Johannisthal).

Cecidomyia Veronicae Bremi.

Die Gallmücke bewirkt an den Gipfelknospen von Veronica Chamaedrys L. mehr oder weniger einen Stillstand in der Entwickelung[1]. Die Knospe bleibt verkürzt, geschlossen und ist stark weiss behaart.

Die Blätter der Knospenlage sind etwas verdickt und die sonst mehrzelligen, theilweise gerbstoffführenden Haare der Epidermis sind nach dem inneren Grunde zu theilweise in kurze, kolbig verdickte oder schlauchförmige, mehrzellige und dann oft durch Siebplatten getrennte oder nach deren Resorption nur mit ringförmigen Verdickungen ausgesteifte, mit meist etwas trübkörnigem Inhalt versehene Haare umgewandelt.

---

1) Der Stillstand in der Entwickelung bezieht sich natürlich auf die normale Weiterentwickelung des Pflanzensprosses. Der normale Pflanzenspross wird zum Gallenspross und entwickelt sich als solcher weiter.

Ausser in den Schläuchen der Gefässbündel befindet sich nach der kleinzelligeren Epidermis der Blätter zunehmend Gerbstoff, welcher theilweise in die äusseren spitzen Haare und kopfigen Drüsenhaare wandert.

Spaltöffnungen sind auf der Innenseite der Perigonblätter vorhanden.

Stärke befindet sich in dem etwas verdickten Gallenboden.

Um Berlin gemein.

Cecidomyia Artemisiae Bché.

Die Galle besteht entweder nur und zwar selten aus einem Gallenboden als Verdickung der Zweige, oder meistens aus einem solchen und den zum Gallenperigon verwandelten Blättern der Endknospen der Stengel von Artemisia campestris L.

Als Zweigverdickung zeigt sie dasselbe, was wir bei Cecidomyia salicis u. s. w. beobachten konnten. Der Leitungskörper wird in vier oder fünf Partien zersprengt und an Stelle des Markes befindet sich das Gallengewebe. Die Oellücken verhalten sich bei der Gallentwickelung durchaus passiv.

Zwischen den Perigonblättern, besonders in der Nähe des Gallenbodens, in den Achseln der verkürzten Blätter springt die Epidermis theilweise als papillöse Zellen hervor und bildet mehrzellige, oben kopfig verdickte Haare.

Gerbstoff ist in den Gerbschläuchen der Bündel, im Gallenboden ziemlich gleichmässig mehr nach dem Rindenparenchym, in den Perigonblättern mehr nach der Spitze und in den beiden Epidermisschichten stärker vorhanden. Die papillösen Haare sind fast frei davon.

Stärke befindet sich in Menge im Gallenboden um die Gefässbündel und in den Gerbstoffschläuchen abgelagert. Im Inneren des Gallenbodens ist Tüpfelparenchym mit oft langen Tüpfelkanälen.

In der ganzen Gegend von Berlin, Wittenberg u. s. w. sehr häufig.

Cecidomyia Euphorbiae Lw.

Die Gallmücke bewirkt in den Knospen von Euphorbia Cyparissias Scop. die Bildung eines grünen, meist stark roth angelaufenen, knospenartig geschlossenen Gallenperigons mit Gallenboden.

Das Innere der Pflanze enthält wenig eisengrünenden Gerbstoff, desgleichen im Gallenboden und den Gefässbündeln. Er tritt aber als rother und eisenbläuender stark in den oberen Schichten der Perigonblätter, besonders nach der Spitze zu auf. Die Epidermiszellen der Perigonblätter, welche etwas convex hervortreten, wachsen im Grunde, in der Nähe des Gallenbodens schlauchartig aus (Taf. X, Fig. 43) und enthalten fast keinen Gerbstoff.

Der Gallenboden ist, besonders in der Nähe der Gefässbündel bis in die Perigonblätter hinein stärkehaltig.

Um Berlin in der ganzen Gegend häufig.

Cecidomyia bursaria Bremi.

Die Galle kommt als ca. 4 mm lange, 2 mm dicke, walzenförmige, oben abgerundete, röthlichbraune, behaarte Erhöhung, oder vielmehr Ausstülpung, auf der oberen Blattseite von Glechoma hederacea L. einzeln oder zu mehreren auf einem Blatte vor.

Die Zellschichten des Blattes vermehren sich in der Galle nicht, es zeigen aber die einzelnen Zellen eine starke Streckung in der Richtung der Gefässbündel.

Die Gefässbündel bilden, ehe sie in die Galle, welche nach der Reife abfällt, einlaufen, einen Ring in der Ebene des Blattes durch Biegungen, und von hier ziehen sich erst einzelne zarte Stränge durch die Mitte der Gallenwand.

Die äussere Epidermis trägt auf warzigen Erhöhungen spitze, spröde, einzellige Haare, welche rings abstehen und theilweise abwärts gerichtet sind. Die bekannte Form der Glechomahaare nehmen sie erst da an, wo jede Gallenverdickung aufhört.

Der Gerbstoff ist in den Schläuchen der Gefässbündel und im Gallenparenchym nach der äusseren Epidermis zunehmend vorhanden.

Das Gallenparenchym ist bis an den Gefässring getüpfelt, bildet theilweise lange Tüpfelkanäle und ist in der Nähe der Gefässbündel mit Stärke erfüllt.

Die innere, wenig gerbstoffhaltige Epidermis bildet kürzere oder längere, einzellige, schlauchförmige Haare mit abgerundeten Spitzen, welche besonders in der Nähe des Kammerausgangs, auf der Blattunterseite, gedrängt, schief nach aussen stehen und dünner sind.

Das Parenchym um den Gefässbündelring bildet am Ausgang der Galle einen Ringwulst, welcher später, wenn die Galle abgefallen ist, das im Blatte verbleibende runde Loch umsäumt.

Um Berlin stellenweise (Johannisthal).

Hormomyia Millefolii Lw.

Die Gallen sitzen als eirunde, nach oben verschmälerte und hier den Blättern der Knospe, aus der sie entstanden, entsprechend rundzipfelige, dazwischen offene, fleischige, grüne Zapfen von ca. 6 mm Länge, gewöhnlich etwas seitlich in den Blattachseln von Achillea Millefolium L.

Seltener kommt die Galle als Verdickung der Mittelrippe des Blattes vor. Zur Zeit der Reife spaltet sich besonders die obere Galle durch Längsrisse von den Zipfeln aus in mehrere verschieden breite Theile, welche sich nach aussen umbiegen[1]).

Das von den Gefässbündeln eingeschlossene Mark des Stengels ist getüpfelt und gerbstofffrei. Von diesen Bündeln trennt sich ein Strang nach aussen, theilt sich um einen Hohlraum, welcher von lockerem, gerbstoffhaltigem Parenchym begrenzt wird, und nun treten die Gefässbündel in die Galle ein, welche aus der Knospe gebildet ist, biegen um ein kleinzelliges, gerbstoffhaltiges Parenchym, umlaufen eine innere Steinzellenschicht und endigen meist in dieser.

Die besonders im oberen Theile sehr in der Richtung der Gefässe längsgestreckte Steinzellenschicht trägt im Innern eine Nährschicht, welche schlauchförmige oder kurze, kolbenförmige, entweder mehrzellige mit langer Endzelle, häufig mit Siebplatten oder nur Ringverdickung versehene, fast gerbstofffreie, einzellige Haare treibt, die nach dem Ausgang aus der Larvenkammer zu bedeutend länger werden und schief nach aussen, sich gegenseitig im rechten Winkel kreuzend, gerichtet sind.

Das äussere, grosszellige Parenchym, welches meist längsgestreckte Zellen besitzt, enthält, wie die Schläuche der Gefässbündel, nach aussen und nach der Oeffnung der Galle hin zunehmend Gerbstoff und ist etwas netzig verdickt und vereinzelt getüpfelt. Die

---

1) Dieses Oeffnen der Galle erinnert sehr an die Zapfen von Biota orientalis Endl.

Steinzellenschicht geht nach der Oeffnung zu in wenig getüpfeltes, längsgestrecktes Parenchym über.

Stärke ist in der Nähe der Gefässbündel abgelagert.

Um Berlin nur stellenweise (Johannisthal).

Cecidomyia Tremulae Winn.

Auf *Populus tremula L.*

Die kugeligen, grünlichgelben, häufig roth angelaufenen, entweder einzeln als kugelige Anschwellung der Blätter oder Blattstiele und dann ca. 6 mm dicken oder unförmig als knollige Geschwulst eines ganzen Sprosses auftretenden Gallen haben meist auf der Oberseite eine spaltenförmige Oeffnung, welche wir auch hier als Kammerloch bezeichnen können.

Zwischen der kleinzelligen Epidermis stehen vereinzelte einzellige Härchen. Das Innere besteht aus zartwandigem Tüpfelparenchym, welches eine Steinzellenschicht und Nährschicht einschliesst.

Die Bündel verlaufen im Tüpfelparenchym und führen Gerbstoffschläuche. Gerbstoff befindet sich ausserdem geschlossen in den zwei oder drei äusseren Zellschichten gleichmässig im Zellsaft gelöst, ausserdem in Zellgruppen im Tüpfelparenchym, welches auch Stärke enthält.

Stellenweise um Berlin (Rüdersdorfer Kalkberge).

Cecidomyia Galii Winn.

Die Gallen fand ich meist an Galium saxatile L. als weiche, weisse, schwammige, bis ca. 10 mm dicke, runde Anschwellung, welche entweder ganz oder zum grössten Theil mehrere obere Blattquirle des Sprosses, meist mit Ausnahme des Vegetationskegels, ringsherum in sich schloss oder weiter unterhalb ebenfalls den Stengel verkürzt erhält und nicht selten Seitensprosse oder Inflorescenzen trägt. Häufig kommen sie auch an Galium silvaticum L. vor, wo sie entweder auch rund herum den Blattquirl zu rundlichen, ineinander verschmelzenden, mit länglicher, abgerundeter Zuspitzung abstehen oder einseitig entwickelt sind. Sie haben meist grünlichweisse Farbe und sind selten purpurroth angelaufen.

Die Galle entsteht durch Umbildung der parenchymatischen Theile von Stengel und Blatt, letzteres sieht mit seiner Spitze häufig aus der Galle heraus, und der Gefässbündelstrang der fleischigen Achse geht oben im beblätterten Stengel weiter, welcher gewöhnlich in seiner Vegetationskraft etwas reducirt, als normaler Spross erscheint.

Die Galle wird, wie die übrigen, bis zu Gefässbündeln reichenden, nicht allein von dem schon vorhandenen Parenchym durch Theilung und Streckung, sondern auch durch das noch in den Bündeln vorhandene Cambiform gebildet werden, da diejenigen, welche der Vegetationsspitze näher liegen, grössere Ausdehnung erreichen und in ihnen die Gefässe mehr getrennt verlaufen.

Die von Gefässbündeln nahe umlaufene Gallenkammer ist nach aussen, in der äusseren Peripherie der Galle offen und hier wie auch zwischen der Epidermis der Larvenhöhle mit einzelligen, kurz papillös oder länger schlauchförmig hervorstehenden Haaren besetzt. Das Parenchym ist um die Larvenkammer kleinzellig und an und zwischen den Gefässen mit Chlorophyll und Stärke versehen und wird von Gerbschläuchen durchzogen.

Das darauffolgende äussere Parenchym hat grosse, lufterfüllte Intercellulargänge, ist sehr grosszellig und bildet in der Richtung der Gefässe oft lange Schläuche, welche, wenn die Spitze des Blattes auch mit umgewandelt ist, hier in ein interessant ausgebildetes Siebhaar auslaufen (Taf. VII, Fig. 21 u. 22). Das netzig poröse, konische Haar trägt in seiner unteren aufsitzenden Wölbung eine Siebplatte, welche in eine flaschenförmige Siebzelle führt. Dieses wiederholt sich gewöhnlich noch einmal, wird dann aber schon undeutlicher.

Wie diese Haare auf der gesunden Pflanze ausgebildet sind, habe ich nicht weiter untersucht.

Das lufthaltige Parenchym der Galle ist fast frei von Gerbstoff, während die äussere Epidermis, welche häufig ein Parenchym mit wellig verbogenen Wänden mit Spaltöffnungen (Taf. VI, Fig. 14) bildet, manchmal stärker Gerbstoff (Röthung) enthält. Das grüne Parenchym, besonders das des gesunden Gewebes, besitzt stets mehr Gerbstoff.

Um Berlin stellenweise häufig (Johannisthal).

Cecidomyia urticae Perr.

Die Gallen bilden meist an der Blattbasis, an den Blattnerven und an den Blattstielen von Urtica dioica L. beiderseits hervortretende rundliche Verdickungen von grünlichweisser Farbe und ca. 10 mm Durchmesser. Oft sind auch ganze Sprossgipfel mehr oder weniger deformirt und zur Gallenbildung verbraucht.

Gerbstoff war in der Galle nur sehr schwach im grünen Gewebe vorhanden.

Innen befindet sich eine papillöse, etwas trübe, mit einzelnen längeren oder in Gruppen auf mehrzelligen, warzigen Erhöhungen stehenden einzelligen, schlauchförmigen Haaren, besonders am Ausgange besetzte Epidermis. Die sich daranschliessende kleinzellige Schicht enthält nach innen viel Stärke, nach aussen Oxalatkrystalle in langen Reihen. Alsdann folgt die Gefässbündelzone und nach aussen grosszelliges, chlorophyllhaltiges Parenchym, welches wieder eine kleinzellige Epidermis und die bekannten spröden Brennhaare trägt. In der Nähe der Bündel tritt Tüpfelung auf.

Um Berlin häufig (Johannisthal).

Cecidomyia Rosae Br.

Die nach der oberen Seite zusammengeschlagenen, etwas gewölbten Fiederblättchen, vorzüglich von Rosa canina, werden von der Larve der Gallmücke bewohnt. Das Blatt vergrössert sich in der ganzen Dicke durch Zelltheilung.

Der Gerbstoff, welcher im normalen Blatt in der Epidermis und in den oberen Palissadenzellen vorhanden ist, fehlt in der Galle dort mehr und zieht sich in Brücken und Schnüren zu den Schläuchen der Gefässbündel und nach der äusseren von der Blattunterseite gebildeten Epidermis. Er ist stärker vorhanden als im gesunden Blatt.

Stärke ist im Gallenparenchym aufgespeichert.

Das Parenchym zeigt zarte, netzige Verdickung und Tüpfelung, welche nach innen etwas stärker wird.

Um Berlin häufig.

Cecidomyia marginem torquens.

Krausenfalten des etwas verdickten Blattrandes von Salix viminalis. Das Gewebe enthält Stärke. Die Innenseite des nach unten

umgeschlagenen Blattrandes trägt einzellige, warzige, mit Poren versehene Haare (Taf. VII, Fig. 24), welche wie das an die Epidermis angrenzende Gewebe fast frei von Gerbstoff sind. Die Haare lassen jedenfalls den zuckerhaltigen Saft, die Nahrung der Larven, austreten. Die obere Epidermis sowie die darunterliegende Zellschicht und besonders die Gerbstoffschläuche des Bündels enthalten Gerbstoff.

Um Berlin stellenweise (Erkner).

Cecidomyia Tiliae Br.

Nach der Oberseite eingerollte Blattränder meist an Tilia ulmifolia Scop. und Tilia platyphyllos Scop.

Der durch Zelltheilung durch die ganze Blattdicke um das Mehrfache verstärkte kranke Theil des Blattes ist gerbstoffreicher als das übrige Blatt und enthält Stärke. Die obere Epidermis und die nächsten Zellreihen sind gerbstoffreicher, von hier aus gehen Brücken zur äusseren (unteren) Epidermis, woselbst die Gerbstoffzellen wieder geschlossene Reihen bilden, während die untere Epidermis selbst wenig enthält.

Das ganze Parenchym des verdickten Theiles zeigt, wie auch die äusseren, nach innen gekehrten Wände der oberen Epidermis, deutlich Tüpfelung. Einzellige Haare kommen im Innern der Höhlung vereinzelt nur an den Nerven vor.

Die zuckerhaltige Nahrung der Larven scheint durch die Poren der Epidermis ausgestossen zu werden. Die Galle befindet sich meist an den Blättern der unteren Aeste und der Stockausschläge.

Um Berlin häufig (Grunewald).

Schizoneura compressa Koch.

Sie bildet hahnenkammförmige, behaarte, grüne oder längsstreifig roth angelaufene, längliche, etwas seitlich zusammengedrückte, oben häufig höckerige, ca. 15 mm hohe und 10 mm lange, einzeln oder zu wenigen auf der Oberseite der Blätter von Ulmus suberosa Ehrh., Ulmus campestris Sm., Ulmus effusa L. convex hervortretende Ausstülpungen, welche meist an der Basis der Blätter und zwar stets an der Mittelrippe oder den stärkeren Seitennerven stehen.

Auf der unteren Seite ist die Oeffnung der Gallenkammer durch einen wulstigen Rand verengt und lang behaart.

Die innere Epidermis treibt kurz kolbenförmige oder längere schlauchförmige, einzellige Haare mit abgerundeten Spitzen, während diejenigen der oberen Epidermis starkwandiger und spitz sind.

Die Gefässbündel verlaufen inmitten der Gallenwand, mehr nach der Innenfläche. Sie führen Gerbstoffschläuche und sind von Stärke und parallelen Gerbstoffschnüren und -brücken nach der äusseren Epidermis begleitet. Der sonst eisengrünende Gerbstoff der Galle tritt auch besonders in der äusseren Epidermis als eisenbläuender und zwar rother Gerbstoff, theilweise von Schleimkugeln absorbirt, in langen Schnüren auf.

Die rothen, gerbstoffhaltigen Schleimkugeln zeigen die Gerbstoffreaction ganz allmählich, während auch viele gelbgefärbte Schleimkörper von derselben Grösse vorhanden sind, welche keine Gerbstoffreaction besitzen. Zur Reife reisst die obere, häufig unregelmässig gezähnte Kante auf.

Um Berlin stellenweise häufig.

An Ulmus campestris L. und Ulmus suberosa Ehrh. findet man häufig, an letzterer wohl immer ganze Triebe in unförmige Hohlkörper von über 40 mm im Durchmesser umgewandelt, an welchen man noch häufig die einzelnen Blätter, die an der Bildung theilnahmen, unterscheiden kann. Sie entstehen durch *Schizoneura lanuginosa Hart.*

Rüdersdorfer Kalkberge bei Berlin.

Häufig an denselben Ulmen und an Ulmus montana und U. effusa bildet *Schizoneura Ulmi L.* bleiche Blattrollen.

Tetraneura pallida erzeugt auf Ulmus campestris kugelige, sehr dickwandige Gallen, welche ich vorläufig nur auf dem Burgberge bei Erlangen fand.

Tetraneura Ulmi De G.

Die meist zahlreich, häufig zu 20 und 30 auf der Oberseite der Blätter, vorzüglich auf Ulmus montana Sm., vorkommenden grünen, selten röthlichen, feigenförmigen Ausstülpungen mit stielartig verengter Basis und auf der Blattunterseite behaartem, wulstigem Rand sind ca. 20 mm lang und im oberen birnförmigen Gallenkörper 7—10 mm dick.

Zur Reife öffnet sich die Galle durch ein seitliches Loch mit einer Klappe. Die einzelligen, schlauchförmigen, vielgewundenen Haare der inneren Nährepidermis zeigen mitunter Siebplatten und sind fast gerbstofffrei.

Gerbstoff tritt in den Schläuchen der Gefässbündel auf und in zu diesen parallelen Reihen oder als Brücken zur etwas gerbstoffreicheren, äusseren Epidermis.

Die Gallen treten manchmal in solchen Mengen auf, dass die Zweige zu brechen drohen.

Stellenweise bei Wittenberg, Bern (Prof. Tschirch), bei Berlin (Grünau).

Aphis Oxyacanthae Koch.

Die Blattlaus erzeugt nach der Oberseite des Blattes convexe, roth angelaufene, auf der Unterseite concave Stellen an den Blättern von Crataegus Oxyacantha L. Die befallenen Theile der Blätter enthalten weniger Chlorophyll, aber viel Gerbstoff und Stärke.

Das Schwammparenchym hat besonders starke Zelltheilung erfahren und ist bedeutend grosszelliger geworden, während die Intercellularräume mehr verschwinden.

Gerbstoff ist an manchen Stellen in der ganzen mittleren Partie der Verdickung sehr stark vorhanden. Der Gerbstoffgehalt ist gewöhnlich stärker von der oberen Epidermis, in den darunter liegenden Schichten bis zu den im Kreise um die Spiralgefässe angeordneten Gerbstoffschläuchen, wie auch stärker in der zweiten und dritten Zellreihe von der unteren Nährepidermis. Trichombildung an der unteren Epidermis habe ich nicht bemerkt, nur vereinzelte einzellige Haare, welche der oberen Epidermis eingefügt waren.

Die innere Epidermis ist sehr fein porös und entlässt die Zuckernahrung für die Blattläuse.

Um Berlin häufig (Erkner).

Aphis pisi Kalt.

Bildet an den Blättern von Geum rivale L. nach der Oberseite convex hervortretende, meist rothbraune, auf der Unterseite hohle, behaarte Vertiefungen.

Die sonst an der Pflanze vorhandenen spitzen, starkwandigen, gewöhnlich auf einer warzenartigen Erhöhung stehenden einzelligen Haare sind innerhalb der Gallenhöhlung zu schlauchförmigen, dünnwandigen, an der Spitze abgerundeten oder kürzeren, kolbenförmigen Epidermisgebilden umgewandelt, welche wenig Gerbstoff enthalten und sich mit den beiden darunter liegenden Zellschichten leicht vom Blatte trennen.

Das übrige Parenchym des Blattes enthält viel mehr Gerbstoff als das gesunde Blatt und viel Stärke.

Um Berlin stellenweise (Johannisthal).

Bursifex Tiliae Kirchn.

Die Milbe verursacht hörnchenförmige, konische, nach oben zugespitzte, bis 10 mm lange, an der Basis meist 2,5 mm dicke, grüne oder roth angelaufene Gallen auf der Oberseite der Blätter von Tilia ulmifolia Scop. und Tilia platyphyllos Scop., während die Unterseite des Blattes die behaarte Oeffnung der Galle trägt.

Die Galle enthält viel Stärke.

In der äusseren Epidermis und den darunter liegenden Zellschichten ist der Gerbstoff besonders nach der Spitze der Galle hin (als rother Gerbstoff) stärker vertreten, während er nach innen abnimmt.

Der Zellinhalt der inneren Epidermis ist trübe und die dazwischen stehenden einzelligen, schlauchförmigen, am Ende abgerundeten, feinporösen Haare enthalten wenig Gerbstoff.

Nach dem Ausgange der inneren Höhlung, nach der Unterseite des Blattes, nimmt die Behaarung zu und hier stehen die Haare meist auf vielzelligen, warzenartigen Erhöhungen oder auf einem wulstigen Rande.

Gefässbündel mit Gerbstoffschläuchen durchlaufen die Galle inmitten des Daches parallel zu den Aussenflächen und werden häufig von Reihen gerbstoffhaltiger Zellen begleitet.

In der ganzen Umgegend von Berlin massenhaft.

Bursifex Alni Kirchn.

Die ca. 3 mm grossen, grünlichgelben, meist roth angelaufenen, mit einzelligen, spitzen, starkwandigen Haaren besetzten, keulen-

förmigen Ausstülpungen nach der Oberseite des Blattes von Alnus glutinosa L., sitzen zerstreut auf der Lamina und sind in der Wandung nicht dicker als das gesunde Blatt.

Das fast gleichmässige Gallenparenchym wird inmitten von Gefässbündeln durchzogen und enthält Stärke.

Die äussere Epidermis und daran grenzende Schichten sind gerbstoffhaltig, während die innere Epidermis und die einzelligen, kurzen Papillen und längeren, schlauchförmigen, dünnwandigen Haare wenig Gerbstoff in ihrem etwas granulösen Inhalt zeigen.

An dem Gallenausgang (Kammerloche) auf der Unterseite des Blattes erheben sich nach innen und aussen mehrzellige, warzenartige Erhöhungen, welche einzellige, längere Haare tragen und einen etwas wulstigen Rand bilden.

Um Berlin häufig.

Syncrista Alni Kirch.

Diese Gallen sind nach der Oberseite convexe Ausbuchtungen an der Mittelrippe in den Achseln der Seitennerven der Blätter von Alnus glutinosa L. Sie sind grün, flach, länglichrund, ca. 5 mm lang, 3 mm breit und verhalten sich wie die zuvor beschriebene Art, nur dass die inneren Trichome, mit meist klarem Inhalte, dünner und länger sind und häufig Siebplatten und Ringe im Innern tragen.

Um Berlin gemein.

Bursifex Ulmi.

Die Gallen treten selten vereinzelt, meist gehäuft auf der Oberseite der Blätter von Ulmus effusa L. und Ulmus campestris Sm. als selten über 2 mm hohe, rund-kolbenförmige, gelbe, seltener roth angelaufene Ausstülpungen nach der Oberseite der Blätter auf. Die obere Epidermis trägt, wie die meisten anderen Theile der Pflanze, die einzelligen, spitzen Haare mit abgerundeter Basis, welche theilweise gerbstoffhaltig sind.

Der Eingang zur Galle auf der Unterseite des Blattes ist mit Haaren stark besetzt, welche besonders im Innern an einigen einspringenden Vertiefungen zahlreich und schlauchförmig sind und den Aufenthaltsort der meisten Milben bilden.

Inmitten der Gallenwandung laufen die Gefässbündel mit Gerbstoffschläuchen, welche von stärkehaltigen Zellen begleitet werden.

Von der äusseren Epidermis nimmt der Gerbstoffgehalt nach innen ab.

Um Berlin häufig.

Volvulifex Aceris Am.

Die von dieser Milbe erzeugten konischen, an der Spitze meist abgerundeten, grünlichgelben oder meist roth angelaufenen Gallen, welche entweder nur geringe Ausstülpungen, oder ca. 4 mm lange und an der Basis 2 mm dicke, meist nach der Oberseite des Blattes bilden, fand ich häufig an Acer Pseudo-platanus L. und auch an dessen buntblätterigen Varietäten, welche ausser dem rothen, die Epidermis der Galle färbenden Gerbstoff auch diese Abänderung des Chlorophylls zeigten. Die der Gallenerhebung entgegengesetzte Seite des Ahornblattes trägt die Oeffnung der Galle mit einem wulstigen Rand, welcher wie das Innere stark behaart ist.

Die langen, einzelligen, schlauchförmigen, porösen Haare der inneren Epidermis enthalten wenig Gerbstoff, welcher ausser in feinen, die Gallenwand inmitten durchziehenden Gefässbündeln hauptsächlich in der äusseren Epidermis nach der Spitze zu stark vorhanden ist.

Die Gerbstoffreaction ist stärker als im gesunden Blatt.

Stärke ist im ganzen Gallenparenchym vorhanden.

Um Berlin häufig.

Aspidiotus sp. (Altum) (Taf. IX, Fig. 38).

Die weibliche Schildlaus verursacht durch das Ablegen ihrer Eier, welche sie nach ihrem Absterben noch mit dem gelblichen Schilde (Taf. IX, Fig. 38 A) deckt, eine Galle an jüngeren und älteren Zweigen von Quercus pedunculata.

Eine Verletzung der schon verkorkten Rinde fand ich mehrmals nur im Grunde des Brutbechers.

Ringsherum erhebt sich die Rinde als Ringwall und trägt über der schüsselförmigen Vertiefung den Schild des weiblichen Thieres.

In dem darunter liegenden Phloëm und Xylem hat sich nichts verändert, während das chlorophyllhaltige Rindenparenchym eine bedeutende Streckung der Zellen in peripherischer Richtung der concentrischen Kreise, welche die abgelegten Eier als Mittelpunkt haben, zeigt.

Dieses Parenchym ist getüpfelt, enthält fast keinen Gerbstoff, aber Stärke, während das Parenchym, aus welchem es entsteht, starke Gerbstoffreaction besitzt.

Der Ringwall ist, wie die andere Rinde, gleichmässig mit der Korkschicht bedeckt.

Um Berlin stellenweise.

Es treten die Gallen häufig so massenhaft auf, dass ganze Zweige absterben.

Aecidium Tussilaginis Gmelin.

Die Aecidienform von *Puccinia Poarum Nielsen*[1]).

Die Organe des Pilzes sind frei von Gerbstoff.

Stark ist der Gerbstoff in der oberen Epidermis und in der darunter liegenden Zellschicht, welche in den kranken Theilen zu mehreren Palissadenschichten auswächst. Die untere Epidermis führt ebenfalls Gerbstoff und ist durch Gerbstoffbrücken, welche die Stützpfeiler der unteren Epidermisbögen durchziehen, mit dem oberen stärker Gerbstoff führenden Zellen verbunden. Die Gefässbündel, in denen Xylem und Phloëm in mehreren Lagen abwechselt, führen im Phloëm stark Gerbstoff und auch die Zellkerne des Parenchyms zeigen starke Reaction. Im kranken Theile ist Stärke abgelagert.

Der Gerbstoffgehalt ist bedeutend grösser als in den gesunden Theilen der Blätter.

Um Berlin gemein.

Aecidium Rhamni Gmel.

Aecidienform von *Puccinia coronata Corda*[2]).

Der Pilz bildet an allen Theilen der oberirdischen Pflanze die Aecidien mit orangefarbenen Sporen und bewirkt häufig Verbiegung und Verkrüppelung des betreffenden Organs.

Die Blattfläche wird ca. zehnmal dicker und enthält in der verdickten Stelle wenig, dagegen im Umkreis stark Gerbstoff und auch Stärke. Die Organe des Pilzes sind frei von Gerbstoff.

---

1) Die Beschreibung des Pilzes in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Winter Bd. I, 1. Abth., S. 220.

2) Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Winter Bd. I, 1. Abth., S. 219.

Bei befallenen Stengeln vergrössert sich das Rindenparenchym stark auf Kosten des Leitungsgewebes, welches, wie bei Cecid. salicis u. s. w., zum Theil gelöst erscheint und zu einzelnen Bündeln zersprengt wird. Das Parenchym, welches den Becher umschliesst, enthält besonders in der Epidermis Gerbstoff, welcher zur Reife im Innern mehr aus dem Gallenparenchym in die Umgebung zurücktritt.

Um Berlin sehr häufig (Johannisthal).

Gymnosporangium Sabinae Dicks. [1]).

Das Aecidium befindet sich auf Birnblättern.

Die Organe des Pilzes sind gerbstofffrei. Alle Gewebetheile des Blattes tragen durch Theilung zur Verdickung bei. Das Parenchym und theilweise die Gerbschläuche sind im kranken Theile stark mit Stärke erfüllt und zeigen stärkere Gerbstoffreaction, besonders im oberen Theile der Verdickung, an welchen sich die Gefässbündelzone anschliesst. Die Gefässbündel führen in den Randpartien und im mittleren Theile Gerbschläuche, während die Gefässe auch von anliegenden gerbstofffreien Siebröhren begleitet werden. Von hier aus gehen stärkere und schwächere Gerbstoffbrücken senkrecht zur unteren Epidermis und verschmelzen in den beiden letzten Zellschichten zur geschlossenen Reihe.

Um die Fruchtbecher des Pilzes herum enthält das Parenchym geschlossen Gerbstoff.

Die Becher reichen fast bis zur Gefässbündelzone.

In Obstgärten besonders an Zwergobst häufig.

Pemphigus spirothece L.

Auf Populus pyramidalis Roz. und Populus nigra L. bildet diese Blattlaus meist rechtswindende, spiralförmige, bis zu gegenseitigem Schluss verdickte Drehungen und von *Pemphigus bursarius L.* meist auf Populus nigra einseitige, birnförmige, bis 15 mm lange, oben durch ein Loch oder Spalt offene Verdickungen des Blattstiels von grüner Farbe mit helleren Fleckchen und oft röthlichem Anfluge.

---

1) Beschreibung des Pilzes: Winter, Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Bd. I, Abth. 1, S. 232 u. 233.

Ausserdem kommen auf denselben Pappeln, meist auf Pop. pyramid., auf der Oberseite in der Richtung der Nerven längsgestreckte, gelbgrünliche, oft roth angelaufene, auf der Unterseite des Blattes durch einen Längsspalt längs des Ernährungsnervs offene Blatttaschen von Pemphigus ovato-oblongus Kessl. mit der ersteren vor.

Die Blattstieldrehungen haben aussen vereinzelte, einzellige Haare zwischen der Epidermis. Nach innen wird das Parenchym grosszelliger, der Gerbstoff nimmt von der Epidermis nach innen ab, und nach einer fast gerbstofffreien Zone, welche lange Zellreihen von Oxalatkrystallen enthält, nimmt er wieder zu und begleitet, vereint mit Stärke, die Gefässbündel in parallelen Schnüren.

Nach der Gefässbündelzone, welche fast in der Mitte der verdickten, bandartigen, spiraligen Wandung liegt, folgt nach innen wieder eine etwas gerbstoffärmere, welche vor der inneren Epidermis wieder geschlossen Gerbstoff enthält. Die innere Epidermis treibt papillöse, einzellige oder mehrzellige, verschieden gestaltete, häufig mit Siebplatten versehene Haare mit fein perforirter Wandung (Taf. X, Fig. 44).

Der Gerbstoffgehalt der Haare ist gering.

Um Berlin sehr häufig.

Chermes abietis L. Fichtenrindenlaus.

Bildet zapfenartige Verdickungen an jüngeren Zweigen von Pinus Picea Duroi[1]).

Die Ausgänge der Höhlungen, die Kammerlöcher, welche im Jugendzustande fast geschlossen sind und bei der Reife sperren, sind besonders, wie auch die inneren Epidermiszellen, zu kürzeren, papillösen Haaren verlängert, hier mit lang schlauchartig ausgetriebenen Epidermiszellen besetzt, welche theilweise Gerbstoff und auch Stärkekörner enthalten.

Die Gefässe verlaufen in der Achse und in der Mitte zwischen den Kammern und enden häufig in der noch herausschauenden Nadel.

Gerbstoff und Stärke ist durch die ganze Galle fast gleichmässig stark vertreten. Der kaum in irgend einer Anordnung vor-

---

1) Nähere Beschreibung und Entwickelungsgeschichte siehe: A. B. Frank, Krankheiten der Pflanze, S. 717.

handene Gerbstoff nimmt nach der äusseren, kleinzelligen Epidermis etwas zu und ist in den Bündeln stärker vertreten.

In der Nähe der Gefässbündel beginnt zur Reife die Zellentüpfelung.

In der ganzen Gegend um Berlin häufig.

Erineum tiliaceum Pers. (Taf. X, Fig. 42).

Die Milben bewirken an vielen Linden das haarartige Auswachsen von Epidermiszellen, ohne dass dabei eine wesentliche Verdickung des übrigen Blattgewebes durch Theilung, wohl aber, und dieses hauptsächlich in der den Thieren angrenzenden Schicht, eine Streckung der Zellen eintritt.

Die Flecken, welche an der Ober- und Unterseite der Blätter und an den Blüthenstielen, den Bracteen, überhaupt am ganzen Blüthenstande vorkommen und daselbst bei noch nicht vollständiger Ausbildung des letzteren, eine in der Nähe der Thiere concave Wölbung und somit Verkrüppelung verursachen, haben sehr verschiedene Ausdehnung und sind an Tilia tomentosa von schneeweisser, an T. ulmifolia und platyphyllos von gelblichweisser, später bräunlicher Farbe. Bei einigen Erineum-Arten geht die helle, weisse oder gelblichgrüne Farbe in eine rosenrothe (z. B. E. populinum) über, welche von rothem Gerbstoff herrührt. Später gehen die Erinien meist in die braune Phlobaphenfarbe über.

Die befallene Stelle des Lindenblattes besitzt mehr Gerbstoff als das gesunde Blatt. Er tritt hier auch im Schwammparenchym des Blattes mit Stärke auf, wo er sonst mehr fehlt. Die leicht ablösbare Epidermisschicht enthält, wie die langen, einzelligen, schlauchförmigen, häufig spiralig gekrümmten, an der Spitze abgerundeten, wohl auch manchmal etwas verdickten, porösen Haare, wenig Gerbstoff, vereinzelt Stärkekörner, welche in dem anstossenden Gewebe stärker vertreten sind.

Um Berlin häufig (Grunewald).

VIII. Chemische Unterschiede der Gerbstoffe.

Um die vielleicht vorhandenen Unterschiede zwischen dem Gallengerbstoff, einem vermeintlichen pathologischen Gerbstoffe, und dem der Blätter und Rinden ausfindig zu machen, musste ich mir

den möglichst reinen Gerbstoff verschaffen, und da ich wegen der geringen Menge an Material (besonders an Gallen) nicht die bekannte Aussalzungsmethode von Loewe[1]) anwenden konnte, benutzte ich die Methode nach Dragendorff[2]) durch Ausfällen der Gerbstoffe mit Bleiacetat. Da alle Gerbstofflösungen in vollständig gleicher Weise behandelt worden sind, so musste diese, wenn auch wegen der Löslichkeit des Bleiniederschlags von O-ärmeren Gerbstoffen, schlechte Methode zu relativ richtigen Resultaten führen.

Das Material wurde mit (96 %) Alkohol bei ca. 20° C. einige Wochen, unter dreimaliger Erneuerung des Alkohols, welcher das Material vollständig überspülte, in mit Pergamentpapier geschlossenen Glasgefässen ausgezogen, die Lösung filtrirt und bei einer Luftverdünnung bis auf 15 cm Quecksilberhöhe im Wasserbade abdestillirt. Da die destillirende Flüssigkeit besonders gegen Ende der Operation stark an Siedeverzug leidet, so ist es gut, wenn man einige Glaskugeln mit in den Destillirkolben legt und von Zeit zu Zeit das Destillationsgefäss erschüttert. Stehkolben, Rundkolben und Erlenmeyer halten die Operation nicht aus, sondern nur starkwandige Gefässe mit über 3 mm dicker Gefässwandung. Wegen einer doch noch möglichen Explosion ist es nöthig, dass man die Heizflamme im Sicherheitskorb brennen lässt.

Ist die Flüssigkeit, ohne in die Vorlage übergestiegen zu sein, bis zur Syrupsconsistenz eingedampft, so lässt man erkalten und setzt ungefähr die 20fache Menge destillirten Wassers zu. Nach dem Umschütteln der Flüssigkeit wird die wässerige Lösung abfiltrirt und in demselben luftverdünnten Raume wie vorher abdestillirt. Der Rückstand wird mit wenig Wasser aufgenommen und nochmals filtrirt. Die Lösung fällte ich mit einer 10proc. klaren Bleiacetatlösung aus, sammelte den Niederschlag auf einem Filter, wusch ihn mit Bleiacetatlösung schnell aus, mit reinem Wasser nach und zersetzte ihn durch Schwefelwasserstoff.

Da ich merkte, dass viel Bleiniederschlag sich im Waschwasser löste, dampfte ich das Waschwasser ein, sammelte den entstandenen Niederschlag auf einem Filter und wiederholte die Operation. Da

---

1) Zeitschr. f. anal. Chemie, Bd. 12, p. 128 (1873) und Bd. 14, p. 35 und 44 (1875).

2) Dragendorff, Die qual. und quant. Analyse von Pflanz., p. 160,

ich von den verschiedenen Gerbstoffen die Gesammtreaction des Gerbstoffes eines Pflanzentheils kennen lernen wollte, so vereinigte ich die Fällungen zum grössten Theil während der Schwefelwasserstoffeinwirkung. Durch Erwärmen vom überschüssigen Schwefelwasserstoff einigermassen befreit, filtrirte ich und dampfte die Lösung, welche nun den reinen Gerbstoff enthalten sollte, bei Luftverdünnung etwas ein, schüttelte sie zur Entfernung von Gallussäure mit Aether aus, brachte sie auf ein Uhrglas und liess sie im Exsiccator weiter verdunsten. Durch die verschieden farbigen Fällungen war ich vollständig überzeugt, dass ich keinen farblosen Gerbstoff erhalten würde.

Wenn schon die Filtration der wässerigen Lösung des Rückstandes vom Spiritusauszuge häufig schlecht von Statten geht, so ist der stets zum Theil wieder gelöste Bleiniederschlag eine unangenehme Beigabe und die ganze Operation sehr zeitraubend.

Die Gallussäure als stärkste und das Phlobaphen als nur schwachsaure Verbindung zeigen ohne genaue Grenzen einen allmählichen Uebergang bei dieser Fällung. Das Phlobaphen wird von Bleiacetat gänzlich und schnell braun gefällt, ähnlich ist es mit dem rothen Gerbstoff, welcher einen blauen Niederschlag giebt. Bei den gelben Gerbstoffen beginnt schon die Löslichkeit des Niederschlages in Wasser und wird zur Gallussäure grösser. Die Niederschläge der letzteren sind grünlichgelb bis hellgelb.

Das Ergebniss der Gerbstoffdarstellung lasse ich nun folgen. Die Zahl bei Aether bezeichnet die Gewichtsmenge des Rückstandes vom Aetherauszuge. Das Gewicht des Gerbstoffes giebt die Menge an, welche ich aus der angewandten Substanz erhielt. Rest ist die Menge des Filtrats, welche, durch H_2S von Blei befreit, als syrupsdicke Flüssigkeit, Zucker und Phlobaphen enthaltend, nach dem Abdampfen und langem Aufbewahren im Exsiccator übrig blieb. Pol. giebt das Drehungsvermögen, auf Traubenzucker bezogen, Cu das Reductionsvermögen dieses Restes, auf Zucker bezogen, an. Zu diesem Zwecke waren die Reste in Wasser gelöst und zu 100 ccm aufgefüllt.

1. Frische Eichenrinde 14 g:

Maceration: gelbbraun,
Bleiniederschlag: graubraun,
Gerbstoff . . 0,02 g,
Aether . . . . 0,01 g.

2. Eichenrinde, selbst gesammelt und schnell getrocknet, 30 g:

Maceration: braun,
Bleiniederschlag: graugelb,
Gerbstoff . . 0,3212 g,
Aether . . Spuren,

3. Eichenrinde, selbst gesammelt, zwei Tage feucht gelegen, alsdann getrocknet, 40 g:
Maceration: wie vorige,
Bleiniederschlag: graubraun,
Gerbstoff . . 0,2645 g,
Aether . . . Spuren.

4. Eichenrinde des Handels 25 g:
Maceration: wie vorige,
Bleiniederschlag: graubraun,
Gerbstoff . . 0,261 g,
Aether . . . 0,061 g,
Rest . . . 0,808 g.

5. Eichenrinde, selbst gesammelt, von den unteren Zweigen eines Hochstammes, getrocknet, 27 g:
Maceration: grünlichbraun,
Bleiniederschlag: graubraun,
Gerbstoff . . 0,1844 g,
Aether . . . Spuren.

6. Faulbaumrinde des Handels 25 g:
Maceration: dunkelgelbroth,
Bleifällung: rothbraun,
Gerbstoff . . 0,0325 g,
Aether . . . 0,068 g,
Rest . . . 2,0 g,
Harz . . . 1,2268 g.

7. Eichenblätter, getrocknet, 78 g:
Bleiniederschlag: grünlichgrau,
Gerbstoff . . 1,4936 g,
Aether . . . 0,0652 g,
Rest . . . 7,7545 g.

8. Eichenblätter, getrocknet, 56,5 g:
Bleiniederschl.: grünlichbraun,
Gerbstoff . . 0,6815 g,
Aether . . . 0,027 g,
Rest . . . 5,1087 g.

9. Frische Eichenblätter 17 g:
Bleiniederschlag: dottergelb,
Gerbstoff . . 0,051 g,
Aether . . . 0,01 g.

10. Rosenblätter des Handels 14 g:
Maceration: hellbraun,
Bleiniederschlag: moosgrün,
Gerbstoff . 0,3088 g, roth,
Aether . . 0,0625 g,
Rest . . 2,4395 g.

11. Divisa-Gallen, getrocknet, 40 g:
Maceration: hellgelbbraun,
Bleiniederschlag: grünlichgelbgrau bis zimmetfarben,
Gerbstoff . . 0,6325 g,
Aether . . . 0,0236 g,
Rest . . . 1,124 g,
Pol. 0,38 %, Cu keine Fällung.

12. Folii-Gallen, getrocknet, 17 g:
Maceration: braun,
Bleiniederschlag: hellgelbbraun,
Gerbstoff . . 2,2955 g,
Aether . . . 0,05 g,
Rest . . . 3,0717 g,
Pol. 0,56 %, Cu 1,405 %.

13. Disticha-Gallen, getrocknet, 7 g:
Maceration: hellbraun,
Bleiniederschlag: gelb,
Gerbstoff . . 0,2955 g,
Aether . . . 0,0027 g,

Rest . . . 0,219 g,
Pol. 0,564 %, Cu 0,139 %.

14. Laeviusculus-Gallen, frisch, 5 g:
Maceration: hellbraun,
Bleiniederschlag: gelblich-grünbraun,
Gerbstoff . . 0,0467 g,
Aether . . . 0,0039 g,
Rest . . . 0,1343 g,
Pol. 0,235 %, Cu 0,287 %.

15. Malpighii-Gallen, frisch, 12,5 g:
Maceration: gelbbraun,
Bleiniederschlag: gelblich,
Gerbstoff . . 0,0642 g,
Aether . . . —

16. Malpighii-Gallen, getrocknet, 5 g:
Maceration: hellbraun,
Bleiniederschlag: grünlich-graubraun,
Gerbstoff . . 0,0865 g,
Aether . . . 0,0058 g,
Rest . . . 0,150 g,
Pol. 0,94 %, Cu 0,145 %.

17. Réaumuri-Gallen, getrocknet, 2 g:
Maceration: röthlichgelb-braun,
Bleiniederschl.: grünlichgrau,
Gerbstoff . . 0,0255 g,
Aether . . . 0,0025 g,
Rest . . . 0,1353 g,
Pol. 0,25 %, Cu 0,1 %.

18. Réaumuri-Gallen, frisch, 5,3 g:
Maceration: gelblichroth bis violettroth,
Bleiniederschlag: grünlich-graublau,
Gerbstoff . . 0,0482 g,
Aether . . . 0,0033 g,
Rest . . . 0,1505 g,
Pol. 0,85 %, Cu 0,070 %.

19. Rhod. Rosae-Gallen, getrocknet 14,5 g:
Maceration: braun,
Bleiniederschlag: graubraun,
Gerbstoff . . 0,4688 g,
Aether . . . 0,0215 g,
Rest . . . 1,705 g,
Pol. 0,75 %, Cu 0,265 %.

20. Rhod. Rosarum-Gallen, getrocknet, 0,8 g:
Maceration: grünlichgelb,
Bleiniederschlag: gelb,
Gerbstoff . . 0,0605 g,
Aether . . . 0,006 g,
Rest . . . 0,0248 g.

21. Rhod. Eglanteriae-Gallen, trocken, 0,8 g:
Maceration: grünlichgelb,
Bleiniederschlag: hellbraun,
Gerbstoff . . 0,0215 g,
Aether . . . Spuren,
Rest . . . 0,0085 g,

Verhalten gegen Ferrichlorid:

No. 1: grünschwarz,
No. 2: blauschwarz,
No. 3: dto.
No. 4: grünschwarz,
No. 5: blauschwarz (grünlich),
No. 6: braunschwarz,
No. 7: schön grünschwarz,
No. 8: dto.
No. 9: grünschwarz,
No. 10: dto.
No. 11: grünschwarz (bräunlich),
No. 12: blauschwarz,
No. 13: schön blauschwarz,
No. 14: grünschwarz,
No. 15: dto.
No. 16: grünschwarz (bräunlich),
No. 17: dto.
No. 18: dto.
No. 19: schön blauschwarz,
No. 20: grünschwarz,
No. 21: grünschwarz (bräunlich).

Um nun eine Unterscheidungsreaction der Gerbstoffe ausfindig zu machen, stellte ich mir verschiedene spirituöse Pflanzentincturen dar, welche ich eindampfte, mit Wasser löste, filtrirte und nun die verschiedensten Mittel einwirken liess, um einen Unterschied in der Farbe zu bekommen. Am farbenkräftigsten wirkten die Metallhydrate ein, jedoch ohne dass man einen grossen Unterschied sah. Am schönsten traten Farbenänderungen bei Cyankalium ein, welches ich nicht als Lösung, sondern als erbsengrosses Stück in die fast farbenlose Gerbstofflösung hineinwarf, um sofort die sich bildenden Farbenringe zu beobachten, und nur diese eine Reaction will ich hier mittheilen.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Tannin	Tinct. Gallarum	Dividivi	Thee	Kaffee	Brombeer-blätter	Weiden-rinde	Eichen-rinde	Quebracho-rinde
oben	farblos	farblos	farblos	farblos	lichtgelb	farblos	hellrosa	hellrosa	hell-grünlichgelb
nach 2—3 Minuten	schmaler Ring röthlichbraun — hellgelb — dunkelgelb	leicht röthlichbraun gewölkt, nach unten dunkeler gelb röthlichgelb	röthlich-wolkig — stark grünlich schwarzwolkig in gelber Flüssigkeit — schmaler, schwarzer Ring — schmaler, roth-gelber Ring, von helleren Ringen begrenzt —	bis grünlichgelb	bis grünlichgelb und quittegelb	licht-bräunlich bis reingelb heller gelb bis	bis fleischfarben hell-bräunlichroth	bis fleischfarben, etwas gelblich hell-bräunlichroth	nach unten dunkeler gelb
unten	flockiger Niederschlag	flockiger Niederschlag	quittgelb, Niederschlag nur Spuren	am Boden heller	etwas trüber Niederschlag	farblos	hellgelb	lichtgelb bis farblos	stark flockiger Niederschlag
nach 24 Stunden	farblos bis braun leichter Niederschlag	farblos bis röthlichbraun leichter Niederschlag	farblos bis grünlichgelb leichter Niederschlag	hellbräunlich bis hellgrünlich-gelb klar	hellbräunlich bis grünlichgelb und quittegelb klar	hellbräunlich bis grünlichgelb klar	fleischfarben, nach unten dunkeler lichtgelb klar	hellröthlich-gelb, bräunlich, nach unten heller bis lichtgelb klar	lichtgelb, bräunlich, grünlichgelb bis quittegelb, starker, gelblicher Niederschlag

Nach mehreren Tagen: No. 4 und 6 hellschwefelgelb, etwas brauner No. 5 und 7; No. 1, 2, 3, 8 und 9 olivenbraun. Niederschläge schmutzigweiss bei No. 1, 2, 3 und besonders bei No. 9, während No. 4, 5, 6, 7 und 8 nur Spuren zeigt. No. 9 ist trübe.

Mit Hautpulver geschüttelt war der Auszug der Eichenrinde und Weidenrinde nach 24 Stunden von Gerbstoff befreit, da er meist nur als Phlobaphen vorhanden war. Die übrigen Lösungen bekam ich nach mehreren Tagen nicht völlig frei von Tannin, da sie stets noch mit Leimlösung eine Fällung und mit Eisensalzen eine Schwärzung gaben.

Es zeichneten sich im mangelhaften Gerben diejenigen Lösungen aus, welche eine grünlichgelbe Reaction zeigten, also phlobaphenfrei waren, während die käufliche Weiden- und Eichenrinde sich wegen ihres Phlobaphengehaltes als bessere Gerbmittel erwiesen.

Kaliumhydrat, Ammon. carbon., Ammoniak etc. gaben auch, besonders die ersteren als Stückchen in die Lösungen geworfen, Unterscheidungsmerkmale.

Die dargestellten Gerbstoffe färbten sich in fast wasserheller, wässeriger Lösung mit einem Stückchen Cyankalium:

oben unten

I. No. 1: röthlichfleischfarben, unten gelb,
No. 2: dto.
No. 3: dto.
No. 4: dto.
No. 5: dto.
No. 6: fleischfarben bis gelbroth,
No. 7: grünlichgelb, quittegelb bis bräunlich,
No. 8: dto.
No. 9: dto.
No. 10: grüngelb bis quittegelb,
No. 11: hellbräunlich bis fleischfarben,
No. 12: mahagonibraun bis fleischfarben,
No. 13: dto. etwas bläulich,
No. 14: dto. bräunlich,
No. 15: grünlichgelb bis bräunlich,
No. 16: dto.
No. 17: fleischfarben bis bräunlich,
No. 18: dto.
No. 19: grünlichgelb bis bräunlich,
No. 20: grünlichgelb,
No. 21: dto.

Nach 24 Stunden sind die Gerbstofflösungen der Blätter und die der Divisa- und Rhod. Rosae-Gallen dunkeler bräunlich geworden, die der Malpighii- und Folii-Galle halten die Mitte, während die der Rinden und übrigen Gallen wieder heller lichtbräunlich geworden sind.

Beim Schütteln werden alle Lösungen orange, gelbroth bis violettroth, wenn sie nicht zu lange der Luft ausgesetzt waren.

II. Mit Kaliumhydrat:

No. 1: röthlichgelbbraun bis hellbraun,
No. 2: dto.
No. 3: dto.
No. 4: hellbraun,
No. 5: röthlichbraun bis hellbraun,
No. 6: röthlichbraun,
No. 7: grünlichgelb bis quittegelb bis bräunlich,
No. 8: dto.
No. 9: dto.
No. 10: grünlichgelb, quittegelb,
No. 11: röthlichgelbbraun,
No. 12: grünlichgelb bis bräunlichgelb,
No. 13: hellgrünlichgelb,
No. 14: hellgelbbraun,
No. 15: hellbraun,
No. 16: dto.
No. 17: dto.
No. 18: dto.
No. 19: grünlichgelb bis bräunlich,
No. 20: grünlichgelb,
No. 21: dto.

Beim Schütteln werden die Lösungen orange, gelbroth bis violettroth wie mit Cyankalium.

An Hautpulver gingen die Gerbstoffe der Rinden am schnellsten, langsamer die der Gallen und die der Blätter brauchten die längste Zeit.

Die gelbgrünen Reactionen sind den Blättern eigen, während die Rinden die mehr rothen Farben zeigen. Sind beide Farben gemischt, so bildet sich das mehr grünliche oder röthliche Braun, welches durchweg die Reactionen der Gallen geben.

Die jungen Stadien der Gallen neigen sich in den Reactionen mehr nach den Blättern, die ausgewachsenen und abgefallenen mehr nach den Rinden.

Jedoch ist ein specifischer Unterschied des Gallengerbstoffes von dem der übrigen Pflanzentheile nicht vorhanden.

Die Färbungen, Ringe und gefärbten Zonen sind auf die verschieden gebildeten Kaliumtinten der verschiedenen O-reicheren und -ärmeren Tannine und auf das Vorhandensein des Phlobaphens zurückzuführen. Bei Cyankalium kommt noch die reducirende Wirkung des Cyanwasserstoffs dazu.

Weitere Erörterungen, welche sich auf die Chemie der Tannine und des Gerbstoffs beziehen, werde ich in einer gesonderten Arbeit niederlegen.

Schluss.

Wir haben in den Gallen dieselben Stoffe vor uns, die wir in der Nährpflanze auch anderwärts und in ähnlicher Anordnung, vorzüglich in den Pflanzenfrüchten, im Allgemeinen wiederfinden.

Tritt irgendwo stärkere Gallenbildung auf, so werden in erster Linie die Leitungsorgane beeinflusst, wie dieses zur weiteren Entwickelung der Galle nothwendig ist.

Sieht man schon häufig bei den verschiedensten Gallen, dass die Zuleitungsbündel besonders stärker sind, so kann man sich auch leicht überzeugen, dass dies gleich im Anfangsstadium der Galle geschieht. Bringt man z. B. Eichensämlinge, welche Megaptera-Gallen tragen, im Frühjahr in Töpfe, umspannt sie mit Müllergaze und stellt sie im Garten unter etwas Gesträuch auf, so suchen die entschlüpften Wespen alsbald die jungen, noch gelbgrünen Blätter auf und legen darin ihre Eier ab.

Die Stiche der Wespe, welche häufig sogar an Oeffnungen durch die ganze Blattdicke leicht zu finden sind, bringen bald eine kleine Verzerrung im Blatte hervor, die sich später wieder ausgleicht und verschwindet. Deutlich sieht man besonders die Nerven dritten und vierten Grades, welche im Eichenblatt fast viereckige Felder bilden, in der Nähe des Stiches angeschwollen und besonders an den Ecken, an welchen sie ineinander übergehen, stark verdickt.

In den Gallen besteht eine Zuleitung wie eine Rückleitung des Saftes. Ich habe mich durch Injection von Farbstoffen, Kaliumbichromat u. s. w. überzeugt, welche ich in die Gefässe des oberen Gallendaches brachte.

In ca. einer halben Stunde wurde bei einer Tricolor-Galle die Farbe schon ausserhalb des Fusses bemerkbar, färbte das angrenzende Blattparenchym, stieg in Nerven dritten und vierten Grades weiter und auch in dem Zuleitungsnerve zweiten Grades und hier am schnellsten zurück.

Wasserleitung. Das Hadrom zeigt besonders bei den höher entwickelten Gallen im Fuss, um die Oeffnung oder das lose Parenchym herum, welche die Lage des früheren Eies bezeichnen, gewöhnlich viele geschlängelte Windungen und kurze Umbiegungen, einen Gefässknoten, während im Stiel und im Gallendach die Gefässe wohl verzweigt sind, aber meist gestreckt verlaufen und selten (z. B. Hedwigia-Galle) diese erwähnten Knoten bilden.

Sie laufen im Gallendach entweder durch eine untere Steinzellenschicht hindurch und endigen von innen zwischen der Schutzschicht (Eglanteriae-Galle), oder sie biegen aussen herum und endigen auch hier hauptsächlich zwischen dieser von aussen (Glechoma-Galle) oder zwischen dem dünnwandigen, parenchymatischen Gewebe (Baccarum-Galle). In den bedornten Gallen biegt häufig ein längerer Nebenstrang einige Zellschichten von der Epidermis im Gallendach herum und schickt schwache Gefässe in die Dornen aus (Hedwigia-, Orthospinae-Galle).

Selten findet man und dann meist zur Reife an den Gefässendigungen Luft in denselben (Baccarum-Galle). Die Gefässe endigen mit ihrem zugespitzten Ende zwischen anderen Zellen und wenn hier Tüpfelung deutlich zu beobachten ist, so führen die Tüpfel in das Gefäss an den Stellen, wo eben keine Verdickung ist (Taf. V, Fig. 6).

Eiweissleitung. Verschiedentlich konnte ich bei den Gallen beobachten, dass bestimmte, gewöhnlich englumige Siebröhren, welche die Gerbstoffreactionen nicht gaben, sich von innen, nach der Larvenkammer zu, an die Gefässe anlegten (z. B. Callidoma-, Ferruginea-Galle). Da die Gallen nur ein geringes Assimilationsgewebe besitzen, so verbrauchen sie meist Reservematerial der Nährpflanze und für die Eiweisskörper nehme ich an, dass der Bedarf, welcher

bei den Cynipiden-Gallen gross ist, und bei den übrigen mehr und mehr abnimmt und hier weniger für den Embryo als für den pflanzlichen Gewebeinhalt verbraucht wird, direct aus der Pflanze bezogen werden muss.

Die Nährschicht, welche theilweise viel Eiweiss (bei allen hier erwähnten Cynipiden-Gallen durch Millon's Reagens starke Reaction) enthält, reagirt bei den Cynipiden-Gallen deutlich alkalisch, während ich bei den niederen Gallen der Blattläuse u. s. w. eher eine schwachsaure Reaction in den Zuckerschläuchen, den Trichomen der Nährepidermis, nachweisen konnte.

Gerbstoff, Stärke, Oxalate. Der grösste Theil des Phloëm, der Siebröhren, welche bei centralem Xylem häufig mehr die nach aussen, zur Epidermis gerichtete Seite des Bündels bilden, führen diese drei Stoffe und die ihnen verwandten chemischen Verbindungen. Tritt ein vermehrter Eiweisszufluss nur in den höher organisirten Gallen auf, so finden wir die vermehrte Leitung dieser drei Stoffe von den Cynipiden-Gallen bis hinab zu den Pilzgallen.

Bei der Beschreibung der Inflator-Galle erwähnte ich die Entstehung der Siebplatten in einer eigenartigen dünnwandigen Parenchymschicht. Die Perforation konnte nur durch Anwesenheit einer freien Säure bewirkt werden, da die Kalkoxalatkrystalle zugleich gelöst wurden. Die freie Oxalsäure bildet bei Einwirkung auf Cellulose unter Sauerstoffaufnahme Traubenzucker, wovon man sich leicht überzeugen kann. Ebenso wie sie auch mit einem Zwischenproduct von Cellulose und Traubenzucker, mit dem Rohrzucker, Traubenzucker giebt. Die Oxalsäure selbst wird dabei in CO_2 verwandelt. Ebenso wie der Cellulose ergeht es der Stärke, und besonders in den Chermes Abietis-Gallen kann man häufig die nach der Nährepidermis hin in den einzelnen Zellschichten zunehmende Lösung der Stärkekörner in dem sauren Zellsaft wahrnehmen.

Die Stärkekörner sind dann mehr oder weniger von einer dickflüssigen Schicht umlagert, welche noch gerbstoffhaltig ist. Diese Zuckerflüssigkeit tritt weiter in die Nährhaare, während der Gerbstoff nach aussen diffundirt, und diese Diffusion und weitere Ableitung ist mehr oder weniger vollkommen, je nachdem die Galle geschlossen oder offen ist. Daher ist die Zuckerflüssigkeit der Nährhaare, z. B. der Aphiden-Gallen, immer noch etwas gerbstoffhaltig.

Gerbstoff, Stärke und Oxalatkrystalle findet man häufig in den Gallen in ein und derselben Siebröhre beieinander. Beginnt in der Galle die Bildung von Stärke, so erscheint in der Epidermis der Gerbstoff in grösserer Menge, während die Oxalate meist an der Grenze der Stärkezone abgesetzt werden.

Reagirt also der Zellsaft sauer, so wird die Stärke zu Traubenzucker gelöst, während neutrale uud alkalische Reaction die Bildung von Stärke und Cellulose zur Folge hat, solange noch O-arme Tannine vorhanden sind. Meine Beobachtungen in Bezug auf Ablagerung von Stärke würden sich der Hypothese von Möller[1]) anschliessen.

Die Cellulose wird auch als Reservestoff in vielen Gallen abgelagert (Folii-, Longiventris-Gallen etc.) und bildet, wenn sie nicht wieder wie bei den ebengenannten Gallen verbraucht wird, die Sklereidenschicht. Die Verdickung ist manchmal nur eine einseitige (Ferruginea-, Verrucosa-Galle), häufig aber auch eine völlig gleichmässige und zwar ist die Cellulose immer netzig (Taf. VIII, Fig. 30 und 31) aufgelagert.

Durch äussere Abdunstung diffundirt der Gerbstoff in die äussere Epidermis und bildet hier den rothen Anflug der Gallen. Beim Aufziehen der Lösung in porösen Stoffen erhält man den rothen Gerbstoff als äussersten Rand, über welchen sich die Flüssigkeit nicht weiter emporzieht, da er die Capillaren[2]) verstopft. Alsbald nimmt er aus der Luft Sauerstoff auf und verwandelt sich in das braune Phlobaphen.

Die stark purpurrothe Lösung des rothen Gerbstoffes (1 : 10) wird beim Eintragen von Hautpulver nach kurzem Schütteln farblos und das gebildete Leder sieht braun aus.

Bei Einwirkung einer Base geht die rothe Farbe in eine blaue über, ebenso wie er mit Bleiacetat auch einen blauen Niederschlag giebt.

Als Blüthenfarbstoffe sind die gelben und rothen Tannine sehr verbreitet (z. B. in wechselnder Menge in den Blüthenblättern der Rose).

---

1) Mittheil. d. naturwiss. Ver. f. Neuvorpommern u. Rügen, Greifswald 1887.

2) Ueber derartige Capillarversuche vergleiche: Goppelsroeder Capillaranalyse, Mülhausen 1889.

Luftleitung. Schliesslich ist bei den Gallen für genügende Luftwege Sorge getragen, und ich habe auf Taf. VI u. VII verschiedene Spaltöffnungen, Luftspalten und auch einen Kohlensäurespalt zur Ansicht gebracht.

Die Luftleitung der niederen Gallen, welche, wie die Aecidien, das Blatt oder andere Organe weniger verändern, besteht aus der schon im Organ vorhandenen, den Spaltöffnungen u. s. w., während viele geschlossene Gallen, besonders die freien Cynipiden-Gallen, ihre eigenen Spaltöffnungen oder ebenfalls aus Spaltöffnungen entstandene Luftspalten haben, welche wieder bei Früchten, weniger an Blatträndern zu finden sind; oder die Communication mit der Luft wird durch obere poröse Zellen, Steinzellen [Ferruginea-Galle[1])] oder durch Kohlensäurespalten vermittelt.

Die Kohlensäurespalten sind einfach auseinandergetretene Epidermiszellen, zwischen welchen der Intercellularraum nach aussen mündet. Sie haben meist ein geringes Lumen und liegen an Punkten, wo mehrere Zellen mit den Ecken zusammenstossen. Die obere Oeffnung ist meist dreieckig.

Ich habe sie Kohlensäurespalten genannt, weil ich sie mir durch inneren Druck in einem zu weit von anderen Luftwegen entfernteren Intercellularraum durch freigewordene Kohlensäure entstanden dachte (Taf. VII, Fig. 20a).

Die Luftspalten, welche man bei den meisten freien Gallen findet (Folii-, Hedwigia-, Longiventris-, Divisa-, Ostreus-Galle u.s.w), sind in frühester Jugend als Spaltöffnungen angelegt. Die mit den Spitzen zusammenstossenden Schliesszellen bekommen in den beiden Berührungswänden Tüpfel, die Wände werden resorbirt und so erscheinen die beiden Schliesszellen später als Ringzelle (Taf. VI, Fig. 10 u. 13), welche weniger zum Schluss als vielmehr zur Aussteifung des Luftweges dient. Gewöhnlich werden diese Luftspalten von den Nachbarzellen der Epidermis überragt (Taf. VII, Fig. 17) und auch mit diesen zu Höckerchen (Megaptera-, Longiventris-Galle) emporgehoben.

Durch diese äusseren Oeffnungen ist die Luft des Intercellular-

---

1) Bei der Ferruginea-Galle haben wir nach dem Abheben der äussersten Zelllagen eine Steinzellenschicht als Epidermis. Hier lassen ausser den Poren die vor dem schon bestehenden intercellularen Oeffnungen den Luftwechsel zu.

raums, welcher besonders zur Reifezeit der Gallen sehr grosse Lücken zwischen den eintrocknenden Parenchymzellen bildet, mit der äusseren Luft in guter Verbindung, und selbst die Steinzellenschicht bietet der Luft kein Hinderniss, durch die lose Nährschicht ins Innere der Larvenkammer zu dringen.

Die abgerundeten Steinzellen (z. B. Verrucosa-, Megaptera-Galle) lassen genügend Zwischenraum, während die gedrängten Steinzellen, welche mehr als starkwandiges Tüpfelparenchym erscheinen (Eglanteriae-Galle), entweder auch die Luft durch bestimmt angewiesene Poren leiten, oder man findet sie auch häufig auseinandergerückt, einen Luftkanal zwischen sich übrig lassend, in welchem die Verbindung der Poren durch kurze Röhren, beiderseits Auswüchse der Tüpfelzellen, hergestellt wird (Taf. V, Fig. 7). So kann die Luft ununterbrochen bis zur Larvenkammer circuliren und nimmt die in den Zellen entweichende Kohlensäure mit nach aussen.

Die Siebhaare der Cecidomyia Galii (Taf. VII, Fig. 21), das normale Büschelhaar von Hieracium (Taf. VII, Fig. 25) und das Haar der Ferruginea-Galle (Taf. VII, Fig. 26) sind Organe, welche die Luft in das Innere der Zellen bringen können und durch Abdunstung häufig eine Bereicherung an Gerbstoff bedingen (Hieracium-Haar Taf. VII, Fig. 25, Zone A), häufig wegen des Luftzutritts den O-reicheren, rothen Gerbstoff lagern (Haar der Ferruginea-Galle) und ihn schliesslich in das braune Phlobaphen verwandeln.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Fig. 1—5. Entwickelung der Eglanteriae-Galle nach der Oberseite des Fiederblättchens von Rosa canina.

Fig. 1. Bildung des Gallenplastem um das Rhodites-Ei *E*.

Fig. 2. Nach Schluss des Kammerloches, von oben gesehen, *E* Epidermis des Blattes, *P* Gallplastem.

Fig. 3. Beginn der Differenzirung im Gallendach. Einzelne zarte Gefässe *G* lassen sich erkennen.

Fig. 4. Die Larvenkammer liegt schon ausserhalb des Blattes. Die Gewebe haben sich differenzirt. Der Schnitt ist seitlich von der Gallenaxe entnommen, um das Vorspringen der Gewebepartie um die Gefässe zu zeigen *V*.

Fig. 5. Weitere Differenzirung im Gallenfuss. *x* Zone der Galle, welche vor dem Abfall verkorkt, austrocknet und reisst.

Fig. 6. Endigung eines Spiralgefässes zwischen starkwandigen Tüpfelzellen (Eglanteriae-Galle).

Fig. 7. Bildung der Luftwege zwischen Tüpfelparenchym.

Tafel VI.

Fig. 8. Spaltöffnung der Globuli-Galle.

Fig. 9. Luftspalt der Callidoma-Galle.

Fig. 10. Luftspalt der Megaptera-Galle.

Fig. 11. Galle von Cynips Hedwigia im Verticalschnitt. *A* Larvenkammer, *B* Nährschicht, *C* Schutzschicht, *D* Rindenschicht, *E* Gefässbündel, *F* Fuss.

Fig. 12. Spaltöffnung der Hedwigia-Galle.

Fig. 13. Luftspalt der Folii-Galle.

Fig. 14. Spaltöffnung der Galle von Cecidomyia Galii.

Tafel VII.

Fig. 15 u. 16. Spaltöffnung der Longiventris-Galle.

Fig. 17. Luftspalt derselben Galle in erwachsenem Zustande. Die umgebenden Epidermiszellen überragen den Luftspalt.

Fig. 18. Spaltöffnung der Rosarum-Galle.

Fig. 19. Subepidermale Zellenschicht derselben Galle. *L* Intercellularraum.

Fig. 20. Luftspalt der Corticis-Galle und Kohlensäurespalt *a*.

Fig. 21. Siebhaar mit den darunterliegenden Zellen der Galle von Cecidomyia Galii.

Fig. 22. Der zwischen den Epidermiszellen steckende untere Theil des Siebhaares im Verticalschnitt.

Fig. 23. Kammerlochgewebe der Megaptera-Galle. *A* Poröse Zellen, welche in die Larvenkammer vorspringen, *B* Nährschicht, *C* Schutzschicht, *D* Rindenschicht, *E* die hervorragenden Spitzchen der Narbe und um die Narbe, welche die Luftspalten tragen. (Theils nur Skizze.)

Fig. 24. Haar aus der verbogenen Blattkrause von Cecidomyia marginem torquens auf Salix viminalis.

Fig. 25. Büschel- und Kopfhaar von der umschlossenen Galle von Aulax Hieracii auf Hieracium murorum. *A* Gerbstoffreiche Zone des Büschelhaares.

Fig. 26. Epidermis mit Haar und die darunterliegenden nächsten Zellschichten der Ferruginea-Galle. *A* die als brauner Filz beim Heranwachsen der Galle sich lösenden Zellschichten. *B* Aussenwand der darauffolgenden Steinzellenschicht.

Tafel VIII.

Fig. 27. Längsschnitt durch die obere Verrucosa-Galle. *A* Zellen der Nährschicht, *B* Steinzellen, *a*—*b* Siebzellenhaube in verschiedenen Stadien der Entwickelung, *C* Epidermiszellen, *D* Narbe.

Fig. 28. Wand der Verrucosa-Galle im Querschnitt (die Buchstaben entsprechen der vorigen Figur). Wenn nicht gerade die Kanäle der Steinzellen im Schnitt getroffen wurden, waren dieselben wegen der Wölbung der Wand aus optischen Gründen unter dem Mikroskop unsichtbar, trotzdem viele Kanäle vorhanden waren. Die Celluloseauflagerung zeigt deutliche Schichtung.

Fig. 29. Ein soeben in die Knospe von Glechoma hederacea gelegtes Ei (30. III. 92) von Aulax Glechomae. *a* Kittmasse, *b* Eistiel, *c* durchsichtige Spitze des Eies, *d* Eikörper. Vergr. $\frac{100}{1}$.

Fig. 30. Ansicht einer wenig verdickten Steinzellenwandung. *b* Poren und *c* Verdickung in netziger Anordnung, *a* dünnere Berandung der Poren (aus den Nährschichten der Gallen).

Fig. 31. Mittlerer Schnitt aus einer stark verdickten Steinzelle. Genau in der Längsachse. Die Anlagerung der Cellulosemassen zeigt ebenfalls netzige Anordnung (Megaptera-Galle).

Tafel IX.

Fig. 32. Skizze der Réaumuri-Galle. *A* Larvenkammer, *B* Steinzellenschicht, *C* Nährschicht, *D* Fuss, *G* Gefässbündel.

Fig. 33. Skizze der Corticis-Galle. Bis *x*—*x* steckt die Galle im Callusgewebe des Frostrisses etc. *A* Nährschicht, *B* Steinzellenschicht, *C* Larvenkammer, *G* Gefässbündel.

Fig. 34. Skizze der Malpighii- und Laeviusculus-Galle (die Buchstaben entsprechen der Fig. 32).

Fig. 35. Skizze der Inflator-Galle. *A* Larvenkammer, *B* Nährschicht, *C* Steinzellenschicht, *D* Siebzellenschicht, *E* Gefässbündel, *F* Lage des Wespeneies, *G* Hohlraum.

Fig. 36. Zellreihe aus der Siebzellenschicht der Inflator-Galle.

Fig. 37. Nährschicht der Inflator-Galle. *A* Innerste Reihe der Steinzellen, *B* Nährschicht, *C* in die Larvenkammer hineinragende Endzellen der Nährschicht, *D* Intercellularräume der Nährschicht, *E* Tüpfelung der Zellen der Nährschicht.

Fig. 38. Skizze der Schildlausgalle von Aspidiotus sp. (Altum). *A* Schild des Mutterthieres.

Tafel X.

Fig. 39. Skizze einer ausgewachsenen Gemmae-Galle. *B* Gallenboden, *P* Gallenperigon, *C* Cuticula, *G* Gefässbündel, *N* Nährschicht.

Fig. 40. Die der Eichenfrucht ähnliche Gemmae-Galle in der Mitte ihrer Entwickelung. (Vom Gallenboden und zum Theil vom Gallenperigon befreit.)

Fig. 41. Entwickelung der Ostreus-Galle. In der Skizze ist das gesunde Gefässbündel mit dem sich anschliessenden Gallenkörper durcheinander gezeichnet. *a* Wespenei, *P* das Phloëm und die daraus entstehenden Gallenschuppen.

Fig. 42. Nährhaare von Erineum tiliaceum.

Fig. 43. Nährhaare der Galle von Cecidomyia Euphorbiae auf Euphorbium Cyparissias.

Fig. 44. Nährhaare aus der Galle von Pemphigus spirothece auf Populus pyramidalis.



Ueber die Geisseln einiger Flagellaten.

Von

Alfred Fischer.

Mit Tafel XI u. XII.

Bei einer Untersuchung über die zum Theil so absonderlichen Geisseln, welche Löffler[1]) bei verschiedenen Bakterien nachgewiesen hat, stellte sich das Bedürfniss heraus, grössere, auch ohne Beizung bereits sichtbare Geisseln zum Vergleich heranzuziehen. Als beste Objecte boten sich die Flagellaten dar, nicht bloss durch die Grösse ihrer Bewegungsorgane, sondern auch deshalb, weil durch den Nachweis der Geisseln an den Bakterien engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen diesen und den Flagellaten aufgedeckt worden sind. Auf diese Verwandtschaft ist auch bereits früher von mehreren Forschern hingewiesen worden, so von Bütschli[2]) und von de Bary[3]). Ausser der dauernden oder zeitweisen Schwärmbewegung der Bakterien führen die genannten Forscher auch noch die Uebereinstimmung an, welche zwischen der Bildung der Endosporen bei den Bakterien und der Cysten bei einigen von Cienkowski[4]) untersuchten Flagellaten (Spumella vulgaris, Chromulina nebulosa) besteht. In der That stimmt die Beschreibung, welche Cienkowski giebt, vollkommen mit dem überein, was bei der Entstehung der Endosporen sich beobachten lässt. Durch den Nachweis der Geisseln, die früher nur an den grösseren Formen und zum Theil nicht ganz

1) Centralbl. f. Bakteriol. VI u. VII.

2) Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches, Protozoëen p. 808.

3) Morphologie und Biologie der Pilze 1884, p. 513.

4) Archiv f. mikrosk. Anatomie 1870, VI, p. 434.

richtig gesehen worden waren, an allen beweglichen Bakterien hat sicherlich die Verwandtschaft dieser mit den Flagellaten eine neue Stütze erhalten.

In der reichen Literatur über die Flagellaten und die ihnen ähnlichen beweglichen Zustände von Algen und Pilzen sind zwar eine Menge einzelner Beobachtungen auch über die Geisseln und Cilien niedergelegt, aber einige Fragen doch nicht in dem Maasse behandelt, wie es für einen Vergleich mit den Bakteriengeisseln wünschenswerth war. Deshalb habe ich die Geisseln einiger Flagellaten genauer untersucht, soweit, als es mir für meine Zwecke nothwendig erschien. Dabei sind, Dank der vortrefflichen Löffler'schen Beizungsmethode, mancherlei neue Thatsachen hervorgetreten, die ich hier, ohne Anspruch auf Vollständigkeit zu erheben, mittheilen möchte. Ueber die Entwickelung der Geisseln habe ich, darauf mag gleich hier hingewiesen werden, keine Untersuchungen angestellt. Einige Erfahrungen über die Beizungsmethode sollen in einer später erscheinenden Arbeit, die mit den Geisseln der Bakterien sich beschäftigen wird, mitgetheilt werden.

I. Bau der Geisseln.

Literatur. Abgesehen von den noch zu besprechenden Angaben Künstler's und Löffler's herrscht grosse Uebereinstimmung in den Beschreibungen der Autoren[1]). Die Geissel ist ein homogener, dünner Faden, der keinerlei besondere Anhängsel trägt und durch schwache Färbbarkeit sich auszeichnet. Gewöhnlich werden die Geisseln spitz zulaufend abgebildet, jedoch meint Bütschli[2]), dass sie häufiger ihrer ganzen Länge nach gleich dick oder am Ende doch nur sehr wenig verdünnt erscheinen. Die Geisseln von Euglena beschreibt Klebs[3]) als fadenförmige, anscheinend vollkommen homogene, nach der Spitze zu nur wenig verjüngte Körper von schwacher Lichtbrechung und geringer Färbbarkeit, an denen eine feinere Structur nicht zu erkennen war. Die Substanz der Geissel ist nach

1) Bütschli, Protozoëen, p. 672.
2) l. c., p. 673.
3) Unters. bot. Instit. Tübingen, I, p. 255.

Klebs nicht identisch mit der des Cytoplasmas, aber ihr doch sehr ähnlich.

Nach O. Hertwig[1]) bestehen Geisseln und Cilien aus einer homogenen, körnchenfreien Substanz von protoplasmatischer Natur, aber ausgezeichnet durch grosse Contractilität. Eine besondere äussere Gliederung der Geisseln ist auch Hertwig nicht bekannt.

In einer anderen, später erschienenen Arbeit hebt auch Bütschli[2]) nochmals hervor, dass er an zahlreichen Flagellatengeisseln, selbst mit den stärksten Zeiss'schen Apochromaten, keinerlei Structur wahrnehmen konnte.

Diesen übereinstimmenden Beschreibungen stehen diejenigen Künstler's und Löffler's gegenüber, von denen der erstere eine feinere, innere Structur, der letztere eine besondere äussere Gliederung des Geisselfadens schildert.

Künstler[3]) möchte zunächst den Geisseln eine zwar sehr elastische, aber ziemlich steife Haut zuschreiben, die sie vollständig überzieht. Der Geisselfaden selbst zeigte nach Künstler bei verschiedenen Flagellaten (Cryptomonas olivaceus, Euglena oxyurus, Chilomonas paramaecium, Chlamydomonas pluvisculus etc.) eine Querstreifung, ähnlich den quergestreiften Muskelfibrillen. Dieses Bild entsteht nach Künstler dadurch, dass in dem Geisselfaden eine Reihe von Kügelchen liegt, die durch schmale Streifchen der hellen Grundmasse von einander getrennt und von dieser auch nach der Oberfläche der Geissel zu überzogen sind. In welcher Weise Künstler diesen Bau sichtbar machen konnte, geht aus der Arbeit nicht klar hervor. Es heisst nur, dass bei den stärksten Vergrösserungen und nach Behandlung mit färbenden Reagentien beobachtet wurde.

Die Kügelchen hält Künstler, was nur nebenbei erwähnt sein mag, für Vacuolen; eben solche Vacuolen sind nach Künstler auch die im Cytoplasma der Flagellaten reichlich vorkommenden Kügelchen, die ja gewöhnlich als massive Mikrosomen gedeutet werden.

Betreffs der Geisseln mag noch hervorgehoben werden, dass Künstler ihre schwache Färbbarkeit auf das Vorhandensein der rigiden Haut zurückführt und die Geisseln immer ausserordentlich

1) Zelle und Gewebe, p. 64.

2) Ueber den Bau der Bakterien, 1890, p. 7.

3) Bulletin société zoologique de France, 1882, VII. Bd., p. 20.

fein auslaufend zeichnet. Bütschli[1]) scheint den Behauptungen Künstler's etwas zweifelhaft gegenüber zu stehen. Es wird sich später zeigen, welcher Werth Künstler's Beobachtungen zukommt.

Löffler[2]) hat an den Geisseln einiger Flagellaten, die er nebenbei zur Controle seiner neuen Methode untersuchte, sehr eigenthümliche äussere Gliederungen wahrgenommen. Für die beiden von Löffler kurz erwähnten Geisselstructuren mögen gleich hier die beiden Namen „Flimmergeissel" und „Peitschengeissel" vorgeschlagen werden.

Die Flimmergeissel fand Löffler bei einer eingeisseligen Monade, vielleicht einer Oikomonas; seiner ganzen Länge nach war der Geisselfaden mit sehr zarten, fast rechtwinkelig abstehenden Härchen dicht besetzt. Löffler sagt, dass diese auf beiden Seiten standen, womit aber wohl nur der Eindruck des mikroskopischen Bildes gemeint ist. Ob wirklich die Härchen nur auf zwei Flanken oder ringsherum den cylindrischen Faden bedeckten, wurde von Löffler nicht näher geprüft.

Eine ganz andere Eigenthümlichkeit entdeckte Löffler an einem Infusor, das eine sehr lange Schwanzgeissel trug, die doppelt so lang war als die übrigen Cilien. Diese hatte an ihrem Ende einen deutlichen Absatz, an den sich noch ein ausserordentlich feiner, in ein kleines Knöpfchen endender Faden anschloss. Aber nicht allmählich ging dieser in den dickeren, ihn tragenden Theil über, sondern ganz unvermittelt und plötzlich. Löffler deutet das Bild dahin, dass der untere dicke, für gewöhnlich allein sichtbare Theil eine Scheide sei, aus der der sehr zarte, am Ende geschwollene Protoplasmafaden gewissermassen pseudopodienartig hervorgestreckt werde. Aus der Endanschwellung möchte Löffler auf die Function eines primitiven Tastorganes schliessen. Später wird Löffler's Deutung noch zu besprechen sein; hier sei nur bemerkt, dass er jedenfalls eine Peitschengeissel vor sich hatte.

1. Flimmergeisseln.

Euglena viridis. Die kräftige Geissel lässt weder lebend, noch nach der Abtödtung mit Jod oder siedendem Wasser irgendwelchen

1) Protozoëen, l. c., p. 673.

2) Bakteriol. Centralbl. 1889, VI, p. 215, Taf. II, 7 u. 8.

feineren Bau erkennen. Auch auf dem Deckglas eingetrocknete und nur mit wässeriger Fuchsinlösung gefärbte Geisseln zeigen keine feine Structur. Die Geissel erscheint in solchen Präparaten als cylindrischer, nach dem Ende nicht deutlich zugespitzter, schwach gefärbter, homogener Faden (Fig. 1, Taf. XI).

Betrachtet man dagegen die auf dem Deckglas eingetrockneten Organismen in Luft, so sieht man an dem Geisselfaden eine feine, sogleich genau zu beschreibende Behaarung, die aber beim Zusatz von Jod oder Fuchsinlösung wieder unsichtbar wird, weil jetzt keine so grossen Differenzen in der Lichtbrechung mehr bestehen.

Ueberraschende Bilder erhält man, wenn man eingetrocknete Euglenen nach Löffler's Methode beizt und färbt. Der Geisselfaden ist 3—5-, ja selbst 10mal so dick, wie bei gewöhnlicher Färbung. Er ist cylindrisch und nur kurz vor dem freien Ende schwach, aber deutlich zugespitzt; eine ähnliche Verdünnung zeigt sich auch an der Basis (Fig. 2, 3, 7, 8, Taf. XI).

Der Faden trägt einen kurz über der Anheftungsstelle beginnenden und nahe bis an die Spitze reichenden Haarbesatz aus lauter gleich langen dünnen Fädchen, die man wohl als Cilien bezeichnen darf. Diese Cilien bedecken aber nicht die ganze Oberfläche des Fadens, sondern sind nur in einer Längsreihe angeordnet. Da die Geisseln oft mehrmals gedreht sind (Fig. 2, 3, 4b, c, d, 7, Taf. XI), so liegen die Cilien nicht immer auf derselben Seite; immer ist aber nur eine Seite davon bedeckt, die gegenüberliegende frei. Hieraus folgt aber unbedingt, dass die Cilien nur auf einer Seite stehen, wie es auch an ungedrehten Geisseln zu sehen ist (Fig. 4a, Taf. XI).

In den verschiedensten Lagen erscheint der Faden immer cylindrisch, niemals bandartig verbreitert. Die Cilien stehen, soweit diese Frage sich sicher entscheiden lässt, nur in einer einzigen Längsreihe. Sie sind länger als der Geisselfaden dick ist und laufen deutlich spitz zu. Immer haben alle Cilien einer solchen Flimmergeissel dieselbe Richtung, entweder weisen alle nach der Basis (Fig. 3, Taf. XI) oder nach der Spitze des Fadens (Fig. 2, Taf. XI) oder nehmen eine Zwischenstellung ein (Fig. 9, Taf. XI). Hieraus folgt, dass diese feinen Cilien, sowie es ja auch für die Cilien vieler Infusorien und für Flimmerepithelien bekannt ist, gleichmässig schlagen.

Auch der die Flimmern tragende Faden scheint nicht selten eine besondere Structur zu besitzen, ich sage scheint, weil hier

wirklich nur eine Scheinstructur unter gewissen Umständen entsteht. Wenn man lebende bewegliche Euglenen dadurch tödtet, dass man zu siedendem Wasser ein ungefähr gleiches Volumen des die Organismen enthaltenden Wassers schüttet, so werfen viele Euglenen noch vor dem Eintritt des Todes ihre Geisseln ab. Diese werden dann auf den ersten Stadien der später zu schildernden Einrollung fixirt. Beizpräparate aus diesem abgebrühten Material lassen die Cilienreihe sehr schön erkennen, im Geisselfaden selbst aber tritt hier keine feinere Gliederung hervor. Er erscheint ungefähr doppelt so dick wie bei gewöhnlicher Färbung, entsprechend der durch die Beize bewirkten Quellung, und ist überall gleichmässig stark gefärbt (Fig. 10, Taf. XI). Die gleichen Bilder erhält man zuweilen bei der Beizung mit schwacher Jodjodkaliumlösung getödteter und dann ausgewaschener Euglenen. Bei dieser Behandlung bleiben die Geisseln fast immer sitzen und zeigen nur ausnahmsweise die Flimmerstructur.

Bei der Beizung von eingetrockneten Tropfen aber, die lebende bewegliche Euglenen enthielten, werden sehr verschiedene Bilder erscheinen, je nachdem die Geisseln bei jenem Eintrocknen gar nicht gelitten haben oder mehr oder weniger weit bereits in der Zersetzung vorgeschritten sind. Da die Geisseln sich oft schon verändern, bevor sie noch abgeworfen worden sind, so findet man auch unter den noch festsitzenden solche, an denen bereits Veränderungen bemerkbar werden. Häufiger begegnet man diesen an den abgerissenen und verschieden weit eingerollten Geisseln. Diejenigen, welche noch ansitzen, sind meistens sehr stark aufgequollen, so dass sie 3—5-, ja selbst 10mal so dick geworden sind wie vorher. Der ganze verquollene Geisselfaden ist gleichmässig gefärbt und lässt keinerlei Structur erkennen, weder Körnchenreihen noch einen dichteren Achsenstrang (Fig. 2, Taf. XI). Auch an abgerissenen, mehr oder weniger weit eingerollten Geisseln ist ausser der Quellung nichts zu bemerken (Fig. 7, 11, Taf. XI).

Daneben findet man nun aber, vereinzelt an noch festsitzenden, häufiger an abgerissenen und eingerollten Geisseln jene bereits erwähnte Scheinstructur. Der dick aufgequollene Geisselfaden scheint aus zwei Theilen zu bestehen, einer blasser gefärbten, wasserreichen Grundmasse und einem stark gefärbten, dichteren Achsenstrang (Fig. 3, 8, 12, Taf. XI). Letzterer ist homogen, nicht aus aneinander gereihten

Körnchen aufgebaut. In der bunten Mannigfaltigkeit, die solche Präparate bieten, fällt es anfangs schwer, die rechte Erklärung zu finden und die normale Structur von der Scheinstructur zu unterscheiden.

Die allgemein herrschende starke Aufquellung des Geisselfadens, gleichviel ob zunächst ein Achsenstrang sichtbar ist oder nicht, könnte entweder durch die Beize hervorgerufen worden sein oder mit dem Absterben der durch die Präparation geschädigten Geisseln zusammenhängen. Dagegen, dass die Beize, die zwar quellend wirkt, eine so bedeutende Quellung hervorgerufen haben sollte, sprechen entschieden folgende Wahrnehmungen.

Vereinzelt unter den gequollenen Geisseln findet man auch solche mit mässig gequollenem Faden (Fig. 9, Taf. XI), genau so, wie bei vorhergehender Abbrühung. Die starke Färbung und Deutlichkeit der Flimmerhaare beweist, dass die Beize auch an diesen Geisseln vollständig gewirkt hatte. Wenn hier die starke Aufquellung ausgeblieben war, konnte das nicht an der Beize, sondern musste an der Geissel selbst liegen. Ausserdem ist das Ende stark angequollener Geisseln oft noch dünn und nicht dicker als nach dem Abbrühen. Die Fig. 8 u. 12 mögen als Beispiele dienen. Wenn die starke Aufquellung durch die Beize entstünde, so würde man nicht einsehen, warum diese über die ganze übrige Geissel sich erstreckende Wirkung an dem kurzen Endstück versagt haben sollte. Nur die Beschaffenheit der Geissel selbst ist die Ursache solcher Bilder. Endlich mag vorausgreifend erwähnt werden, dass die Beize bei den Geisseln von Polytoma, Pandorina, Chlorogonium höchstens eine, die Dicke um das Zwei- bis Dreifache steigernde Quellung hervorruft. Dasselbe Resultat ergab ja auch die Beizung abgebrühter Euglenageisseln. Freilich aus dieser Thatsache allein möchte ich keine bindenden Schlüsse ziehen, da durch die Gerinnung des Geisselplasmas seine Quellungsfähigkeit verändert worden sein könnte. Aber auch die übrigen aufgeführten Thatsachen zeigen, dass die Beize höchstens eine Quellung auf die 2—3fache ursprüngliche Dicke veranlassen kann. Alle Geisseln, die bis auf das Fünf- und Zehnfache angeschwollen sind, mussten bereits vor der Einwirkung der Beize entsprechend gequollen sein. Bilder wie Fig. 8 u. 12 zeigen, dass diese Veränderung der Geissel von der eingerollten Spitze aus nach der Basis fortschreitet, um an dieser zuletzt einzutreten.

Unter Abrechnung der durch die Beize hervorgerufenen Auftreibung ergiebt sich für die Geisseln eine Aufquellung auf das Zwei- bis Dreifache ihrer ursprünglichen Dicke.

Es bleibt noch übrig zu entscheiden, ob der als Scheinstructur aufgefasste Achsenstrang doch nicht vielleicht eine ursprüngliche Bildung ist. Unter Hinweis auf das bereits Auseinandergesetzte und auf die Fig. 8 u. 12 dürfte folgende Auffassung allein zulässig sein. Die Quellung abgeworfener oder noch ansitzender, aber durch die Präparation gestörter Geisseln beginnt selbstverständlich an der Oberfläche. Je nach dem Grade nun, welchen diese Quellung erreicht hatte, als die Geissel eintrocknete, wird nun auch ihr Verhalten bei der Beizung und Färbung ein verschiedenes sein. Diejenigen, welche bereits durch und durch verquollen waren, werden sich gleichmässig färben, keinen Achsenstrang enthalten (Fig. 2, 7, 11). Diejenigen Geisseln aber, deren oberste Schichten erst verquollen sind, werden in ihrem mittleren, unverquollenen, dichten Theil sich stärker färben als in ihrem wasserreichen, äusseren, der erstere wird als dichter Achsenstrang, der letztere als die weichere Grundmasse der Geissel erscheinen. Nur auf diese Weise erklärt sich die grosse Verschiedenheit der zu beobachtenden Bilder. Die Flimmergeissel der Euglena besteht demnach aus einem homogenen Geisselfaden, der eine Reihe von Cilien trägt. Ausgeschlossen bleibt es natürlich nicht, dass durch irgendwelche Reagentien doch noch ein feinerer Bau des Fadens sich nachweisen lassen wird. In den gebeizten Präparaten kommt nur eine Scheinstructur in Folge der Quellung geschädigter Geisseln vor.

Besonders wurde noch darauf geachtet, etwas von der Structur zu entdecken, die Künstler für verschiedene Flagellatengeisseln, auch für eine Euglena, beschrieben hat. An den bisher besprochenen Geisseln war nie etwas davon zu sehen. Dagegen findet man vereinzelt Bruchstücke bereits stark zersetzter Geisseln (Fig. 17, Taf. XI), an denen eine ähnliche Structur, wie die von Künstler beschriebene, bemerkbar ist. In einer mattgefärbten Grundmasse, von der die Cilien ausgehen, liegt eine Reihe verschieden grosser, stärker gefärbter Kügelchen. Ihre ungleiche Grösse entspricht schon nicht der von Künstler gegebenen Darstellung, nach der die Protoplasmakügelchen annähernd gleich gross sind und nur gegen die dünne Spitze der Geissel sich verkleinern. Da das abgebildete Stück

bereits in starker Zersetzung begriffen ist, so könnte ja eine ungleiche Auflösung ursprünglich gleich grosser Elemente vorliegen. Ebensogut könnte aber das Bild auch als körniger Zerfall oder körnige Gerinnung der ursprünglich homogenen Geisselsubstanz gedeutet werden. Diese Ansicht möchte ich deshalb für die richtige halten, weil an den meisten Geisseln auf keinem Stadium der Verquellung etwas davon zu sehen ist. Später wird diese Frage nochmals besprochen werden.

Wenn man lebende, noch schwingende Geisseln beobachtet, so wird man sehen, dass Contractionen und Torsionen des dicken Fadens wirklich stattfinden, so dass nun nicht etwa der neu aufgefundene Cilienbesatz allein als Bewegungsorgan angesehen werden darf. Wie sich die Bewegungen des Geisselfadens und diejenigen seiner Flimmerreihe combiniren, soll hier nicht weiter untersucht werden.

Da die Geissel im Grunde des Membrantrichters entspringt, durch den der Inhalt der Euglenen jedenfalls leichter mit der Aussenwelt in Wechselwirkung treten kann als an anderen Stellen der Oberfläche, so könnte ja der durch den Cilienschlag hervorgebrachte nach dem Trichter oder von ihm hinweglaufende Strom von irgend welcher Bedeutung sein. Eine Zuführung fester Nahrung wäre ja auf diese Weise, ähnlich wie bei Infusorien, möglich, aber bei dem holophytischen Stoffwechsel der Euglenen überflüssig.

Monas Guttula. Die Flimmergeissel trägt hier zwei einander gegenüberstehende Reihen von Cilien (Fig. 18—23), die zarter sind und dichter gedrängt stehen als bei Euglena. Eine solche opponirt zweireihige Flimmergeissel besass auch die von Löffler erwähnte Monade (Oikomonas?). Die Abbildungen (Fig. 18—26, Taf. XI) stellen die sehr lange Hauptgeissel dar, mit deren Bau derjenige der kurzen Nebengeissel vollständig übereinstimmt. Der Geisselfaden liess keinen feineren Bau erkennen, auch keine Scheinstructur wie der von Euglena.

Bei einer ausgedehnteren Untersuchung dieser Monas würden sich aber gewiss auch einmal solche Scheinstructuren gefunden haben. Da die Geisseln bald mehr, bald weniger empfindlich sind gegenüber den Einwirkungen der Präparation, so bedarf diese Frage keiner weiteren Auseinandersetzung. Ueber das Absterben der Geisseln vergleiche man das dritte Capitel.

2. Peitschengeisseln.

Polytoma Uvella. Wie bei Euglena ist an den lebenden oder mit Jod oder heissem Wasser getödteten Geisseln nichts von feinerem Bau oder besonderen Anhängseln zu sehen. Auch eingetrocknete, mit wässeriger Fuchsinlösung gefärbte Geisseln lassen meistens nichts erkennen, sie stellen einen schwach gefärbten, homogenen, nach dem Ende sehr fein zugespitzten Faden dar (Fig. 1, Taf. XII). Nur an einzelnen, in dieser Weise behandelten Geisseln kann man bei sehr scharfem Zusehen eine zarte Andeutung der zu schildernden Eigenthümlichkeiten entdecken, vorausgesetzt, dass man die gebeizten Präparate schon kennt.

In diesen überblickt man eine solche Menge der verschiedenartigsten Bilder, dass es zuerst zweifelhaft erscheint, ob sie alle zusammengehören und eines aus dem andern sich ableiten lässt.

Unveränderte typische Peitschengeisseln fehlen in keinem Präparat, treten aber oft hinter den vorherrschenden, mehr oder weniger veränderten zurück. Eine solche intacte Peitschengeissel besteht aus zwei Theilen, dem ungefärbt schon sichtbaren, bisher als ganze Geissel aufgefassten dicken Stiel und der 2—3 mal so langen, äusserst zarten Peitschenschnur (Fig. 5, 14 etc., Taf. XII). Diese ist nur ausnahmsweise gerade ausgestreckt (Fig. 5, 6, Taf. XII), meist stark gewunden und verschlungen, als wenn die Schwingungen einer Peitschenschnur in Momentaufnahmen fixirt wären (Fig. 14, 24, 16 und 17, Taf. XII).

Der gewöhnlich homogene Stiel trägt an unveränderten Geisseln ausser der Schnur keine anderen Anhängsel. Unter vielen Hunderten von Geisseln, die ich genau angesehen habe, habe ich aber doch bei 76 einen feinen Bau des Peitschenstieles gefunden, der ganz mit den Angaben Künstler's übereinstimmt. Der Stiel besteht aus einer schwächer gefärbten Grundmasse, in der eine Reihe stärker gefärbter, nach dem dünneren Ende entsprechend kleiner werdenden Kügelchen liegt (Fig. 11, Taf. XII). Die einzelnen Kügelchen sind durch schmale Streifen der Grundmasse von einander getrennt, scheinen aber an den Längsseiten nicht immer von dieser bedeckt zu sein. Um die weitere Beschreibung nicht zu lange zu unterbrechen, mag die Frage, ob hier wirklich eine normale Structur

sich enthüllt hat, einstweilen bis zum Ende dieses Capitels unbeantwortet bleiben.

Der Stiel verdünnt sich bis zur Anheftungsstelle der Schnur deutlich und allmählich. Die Schnur selbst ist an ihm in keiner irgendwie auffallenden Weise befestigt, sie bildet einfach die unmittelbare Fortsetzung des verdünnten Stieles. Gleichwohl verdient die Schnur als besonderes Organ ihm gegenübergestellt zu werden, denn sie wird auch wirklich wie die Schnur einer Peitsche durch die Bewegungen des Stieles in Schwingungen versetzt. Es würde deshalb nicht richtig sein, wenn man die ganze Geisselvorrichtung nur als eine sehr lang und dünn ausgezogene Geissel auffassen und ihr die besondere Bezeichnung „Peitschengeissel" versagen wollte.

Eine andere Deutung einer jedenfalls gleichartigen Structur hat Löffler[1]) versucht. Er hält den Stiel für eine Röhre, aus der der dünne Peitschenfaden pseudopodienartig hervorgeschoben wird. Löffler stützt seine Ansicht darauf, dass er immer nur einen plötzlichen Uebergang des dicken Stieles in die dünne Schnur beobachten konnte. Da ich Löffler's Präparate nicht kenne, aus seiner Photographie aber mir kein endgültiges Urtheil bilden kann, so mag diese Frage unerledigt bleiben.

Dort wo wirklich in einem Präparate volle Klarheit herrschte, verjüngte sich der Stiel in die dünne Schnur, in dem in Fig. 5a, b, Taf. XII abgebildeten Falle sogar so allmählich, dass es überhaupt nicht möglich war, die Grenze zwischen beiden zu bestimmen. Gewöhnlich tritt die Uebergangsstelle deutlich hervor, weniger durch die Unterschiede in der Dicke der Schnur und der Stielspitze, als durch die tiefere Färbung des Stieles.

Die Schnur selbst hat eine sehr geringe Dicke und zeigt bis zu ihrem Ende keine weitere Abnahme des Durchmessers. Ihrer Feinheit entsprechend reisst die Schnur, wenn sie sich irgendwo verfangen hat, sehr leicht vom Stiel ab, bald ganz, bald nur in Stücken. So erklärt es sich zunächst, dass man in jedem Präparat auch Geisseln findet, von denen nur noch der dicke Stiel übrig geblieben ist.

Die Zartheit der Schnur ist aber auch die Ursache anderer

1) l. c. Centralbl. f. Bakt. VI, p. 215.

höchst merkwürdiger Bilder, von denen in Fig. 15, Taf. XII eines der abenteuerlichsten wiedergegeben ist. In regelloser Stellung haften an den beiden Geisselstielen spirillenähnlich gewellte, dünne Fäden von derselben Dicke, demselben Färbungsvermögen wie die Peitschenschnur. Diese ist nur noch an der oberen Geissel unseres Bildes deutlich zu erkennen, an der unteren aber bis auf einen kurzen verschlungenen Rest abgerissen. Die spirillenähnlichen Anhängsel des Peitschenstieles lassen an einigen Stellen deutlich ihre Befestigungsart erkennen, sie sind um den Stiel herumgeschlungen. An anderen Stellen aber scheinen sie nur mit der Basis aufzusitzen, ähnlich wie Bakterien auf Algen festhaften. Die Aehnlichkeit mit Bakterien wird noch dadurch erhöht, dass die Anhängsel an anderen Geisseln (Fig. 6, 9, 10, 19, Taf. XII) viel kürzer sind, als ob kleine Spirillen eben erst sich angesiedelt hätten. Zwischen solchen kurzen, dornartigen und den langen, fadenförmigen Anhängseln giebt es alle möglichen Zwischenstufen, so dass darüber kein Zweifel bestehen kann, dass beide wirklich zusammengehören (Fig. 6, 9, 10, 12, 15, 19, 24, Taf. XII).

Der unbefangene Beobachter wird leicht geneigt sein, diese bakterienähnlichen Anhängsel auch wirklich für Bakterien zu halten, was ja an und für sich nicht wunderbar wäre, da an der wahrscheinlich klebrigen Oberfläche der Geisseln auch Bakterien hängen bleiben könnten. Ich selbst habe auch einige Zeit lang dieser Ansicht mich hingegeben, bis ich durch weitere Beobachtungen und daran angeknüpfte Ueberlegungen zu einer anderen Anschauung gezwungen wurde.

Nicht selten sieht man, dass die Peitschenschnur vollständig oder theilweise um ihren eigenen Stiel sich gewickelt hat (Fig. 7, 8, 13, Taf. XII), genau wie bei einer Wagenpeitsche. In anderen Fällen trägt zwar der Stiel noch seine eigene Schnur (Fig. 12), aber ist doch mit einer Schnur umwickelt, die nur von einer anderen Geissel stammen kann. Wenn eine schwingende Schnur um den [illegible] einer anderen Geissel oder überhaupt einen anderen Gegen[illegible]ich in mehreren Windungen gewickelt hat, so wird sie wohl [illegible]m neuen Schwung des Peitschenstieles in Folge ihrer grossen [illegible] abreissen müssen. Und selbst wenn man der Schnur eigene [illegible]ilität zuschreibt, so wird diese doch so gering nur sein, [illegible]ne um ihren eigenen Stiel mehrmals herum geschlungene

Schnur nicht im Stande sein wird, sich wieder zu befreien. Da Polytoma zwei Geisseln hat, so wird es gewiss nicht selten vorkommen, dass diese sich mit ihren langen Schnüren verfangen und diese oder doch Stücke davon bei neuen Schwingungen abgerissen werden und an den Stielen hängen bleiben. In einem Präparat war der Vorgang gewissermassen fixirt worden. In Fig. 24, Taf. XII ist der ganze Umriss eines Polytoma abgebildet, dessen nach hinten ausgestreckte Geisseln noch beide ihre langen, wirr gewundenen Schnuren tragen. Dicht dabei lag ein anderes Individuum, dessen eine Geissel bei den letzten Schlägen vor dem Eintrocknen mit ihrer Schnur sich an den Geisseln des anderen Individuums gefangen hatte. An jeder seiner Geisseln sitzt ein Stück von der Peitschenschnur des anderen Individuums. Ein kurzer Rest ist an dessen eigener Geissel noch übrig geblieben.

Wenn sich in dem dichten Gedränge von Polytomaansammlungen dieser Vorgang öfter wiederholt, so können in der That die Geisselstiele mit Mengen von Schnurresten schliesslich beladen werden, wie Fig. 15 darstellt. Da die dünne Schnur sehr leicht verquillt und sich zersetzt, so werden wahrscheinlich oft in kurzer Zeit die Stiele wieder von ihrer unfreiwilligen Last befreit.

Von der Ausmalung weiterer Einzelheiten absehend, wende ich mich noch zur Beantwortung der Frage, ob die geschilderten Vorgänge erst in Folge der Präparation eintreten, oder ob man berechtigt ist, anzunehmen, dass sich selbst überlassene Polytomen, auch an ihren natürlichen Standorten, sich ebenso verhalten. Als das Material am 17. October gesammelt worden war, wurden sogleich Präparate hergestellt. In diesen fehlten zwar die eigenthümlichen Anhängsel der Geisselstiele nicht ganz, waren aber noch sehr selten. Nach zwei Tagen hatte sich dies geändert. Jetzt musste man lange suchen, um in den reichhaltigen Präparaten eine Geissel ohne solche Anhängsel zu finden. Da alle Präparate in der gleichen Weise hergestellt wurden, so konnte der verschiedene Zustand der Geisseln wohl nicht eine Folge der Präparation sein. Wenn dadurch, dass die Individuen in dem eintrocknenden und immer kleiner werdenden Tropfen sich mehr und mehr stossen und gegenseitig stören, die ganze Erscheinung erst hervorgerufen würde, so wäre nicht einzusehen, warum am 17. October die Anhängsel noch sehr selten, am 19. und 20. October aber gemein sind, warum an den letzten

Tagen bei einer Verdünnung von 1 : 20 die Anhängsel nicht häufiger waren als bei einer Verdünnung von 1 : 100. Eine Wirkung der Präparation kann hier also wohl nicht vorliegen. Dagegen erklärt sich vielleicht die Sache so, dass das die Polytomen enthaltende, unbedeckt dastehende Wasser vom 17. October bis zum 19. ziemlich stark verdunstete, so dass die grossen Mengen von Polytomen, die ursprünglich schon vorhanden waren und durch lebhafte Theilung sich noch vermehrt hatten, jetzt wirklich so dicht gehäuft waren, dass die einzelnen Individuen sich mehr stören mussten als an ihrem Fundorte, wo ihnen eine grosse Wassermenge zur Verfügung stand. Ohne diese mehr nebensächliche Frage endgültig entscheiden zu wollen, halte ich es doch für möglich, dass auch an den natürlichen Standorten solche Anhängsel in grösserer Menge entstehen können, wenn aus irgend welchen Gründen das Wasser abnimmt. In unserem Falle hatten sie erst im Zimmer sich so vermehrt, dass fast keine Geissel frei von ihnen war.

Einige Einwendungen gegen die gegebene Deutung sollen noch kurz besprochen werden. Die Bakteriennatur der merkwürdigen Anhängsel wird wohl nach dem Mitgetheilten keine Vertheidiger finden. Wenn wirklich Bakterien vorlägen, dann müssten sie doch auch einmal an dem übrigen Körper der Polytomen sitzen, wovon aber an 137 daraufhin untersuchten Exemplaren, deren Geisseln alle reiche Anhängsel trugen, nichts zu sehen war. Der kühne Gedanke, dass hier specifische Geisselparasiten sich eingenistet hätten, bedarf wohl keiner Widerlegung.

Als ein durch die Beize entstandenes Kunstproduct können die Anhängsel deshalb nicht erklärt werden, weil sie, wie schon erwähnt, auch an ungebeizten, gewöhnlich gefärbten Präparaten sichtbar sind. Auch durch eine Zerfetzung und Zerschleissung des Geisselfadens können die Anhängsel nicht entstehen, da die sie tragenden Fäden vollkommen intact sind: nirgends ist weder die homogene Beschaffenheit ihrer Substanz, noch die scharfe Begrenzung der Oberfläche gestört (Fig. 9, 10, 15 u. 19, Taf. XII).

So steht meiner Ansicht nach der oben gegebenen Deutung nichts entgegen, die verschiedentlichen Anhängsel sind nur Reste der eigenen Peitschenschnur des Stieles oder daran hängengebliebene Stücken der Schnuren von anderen Geisseln. Dass man in allen Präparaten auch isolirte Reste und Bruchstücke der Peitschen-

schnur findet, kann bei deren grosser Zartheit nicht in Erstaunen setzen. Dass ein Stiel die abgerissene Schnur wieder zu ersetzen vermag, halte ich nicht für wahrscheinlich.

Chlorogonium euchlorum. Peitschengeisseln der gleichen Structur wie bei Polytoma hat auch diese Flagellate. In Fig. 30, Taf. XII ist das breite Vorderende eines Individuums mit den beiden an den Ecken entspringenden Geisseln abgebildet. Auch hier war in dem homogenen Stiel kein feiner Bau wahrzunehmen, die Peitschenschnur ist theilweise auf den Stiel aufgewickelt. Auch Anhängsel wie bei Polytoma wird man bemerken.

Bodo spec. Sowohl die kurze, vorwärts gerichtete Geissel als auch die lange Schleppgeissel haben typische Peitschenstructur (Fig. 29, Taf. XII). Häufig enthielt der sonst homogen erscheinende Stiel eine deutliche Körnchenreihe. Anhängsel wurden hier nur ganz dürftige gefunden, was ihr Auftreten auch bei dieser Form wenigstens erkennen lässt.

3. Die Körnchenstructur des Geisselfadens.

Eine den Angaben Künstler's entsprechende Körnchenstructur würde unter vielen Hunderten von Polytoma-Geisseln bei 76, unter 36 Bodo-Geisseln bei 22 gefunden. Keine Körnchen enthielten in meinen Präparaten die Geisseln von Monas, Chlorogonium und Euglena. Absterbende Reste der Flimmergeisseln von Euglena liessen aber doch einige Mal Körnchen erkennen. Da nun aber gerade bei letzterer eine sehr auffällige Scheinstructur, der Achsenstrang, mit Sicherheit aus der durch die Präparation hervorgerufenen Quellung abgeleitet werden konnte, so bedarf es noch einer näheren Untersuchung, ob die Körnchen der Polytoma- und Bodo-Geisseln nicht vielleicht auch nur eine Folge der Präparation sind. Bei beiden Flagellaten sassen die gekörnten Geisseln noch an und trugen meistens ihren langen Peitschenfaden, bei Polytoma oft ausserdem die eigenthümlichen, aus dessen Bruchstücken bestehenden Anhängsel. Mit schwacher Jodjodkaliumlösung oder heissem Wasser vorher getödtete und fixirte Geisseln von Polytoma erweisen sich frei von Körnchen.

An lebenden Geisseln sind mir derartige Bildungen nicht aufgefallen. Durch die Beize waren die Körnchen nicht erzeugt worden, denn in einem ungebeizten, gewöhnlich gefärbten Präparate fanden sich einige wenige Geisseln, in denen gleichfalls, freilich sehr schwach, aber doch deutlich die Körnchen zu erkennen waren.

Einige Anhaltepunkte für ihre Deutung bieten vielleicht folgende Thatsachen. Bei einer Verdünnung des die Polytomen enthaltenden fauligen Wassers im Verhältniss 1 : 10 hatte ein grosser Tropfen 72 Minuten zum Eintrocknen auf dem Deckglas gebraucht. Alle Geisseln sassen noch an, von den 102 Geisseln der 51 im Präparat enthaltenen Individuen zeigten die Hälfte, 50 eine deutliche Körnchenstructur. Zwei andere zu gleicher Zeit, aber ohne Verdünnung hergestellte Präparate, die in 17 und 78 Minuten eingetrocknet waren, liessen an keiner der Geisseln, deren Zahl sicher 200 noch überstieg, einen körnigen Bau erkennen. Gleichwohl hatte die Beize tadellos gewirkt, die Peitschenschnur und ihre Fragmente traten scharf hervor, einige im Präparat vorkommende Euglena-Geisseln trugen schön gefärbte Cilien. Auch die Färbung war nicht zu stark, nicht stärker als in dem andern Präparat mit deutlicher Körnchenstructur der Geisseln. Hier konnte doch der verschiedene Zustand der Präparate nur durch eine Verschiedenheit der Geisseln bedingt sein. Diese aber liess sich nur darauf zurückführen, dass durch die Verdünnung des die Polytomen enthaltenden Wassers deren Geisseln nachtheilig beeinflusst worden waren. Auch die übrigen 26 Geisseln mit gut sichtbarem körnigen Bau fanden sich in verdünnten Präparaten, die langsam eingetrocknet waren, so dass ebenso wie bei dem reichhaltigen Präparat auch genügende Zeit zu tiefer gehenden Veränderungen der Geisseln vorhanden gewesen war. Drei unter Verdünnung von 1 : 100 hergestellte Präparate, die in 14, 68 und 117 Minuten eingetrocknet waren, enthielten 0, 1 und 12 Geisseln mit Körnchenreihe, alle andern waren frei davon. Der längsten Dauer des Eintrocknens und der längsten damit verbundenen Einwirkung der Verdünnung gehört auch die grösste Zahl gekörnter Geisseln an. Wenn diese Erfahrungen auch noch zu dürftig sind, um sichere Schlüsse darauf bauen zu können, so gemahnen sie doch zur Vorsicht bei der Deutung der Körnchenstructur. Für ihre Auffassung dürfte auch noch folgender Umstand bedeutungsvoll sein. Wie schon erwähnt und auch die Abbildungen (Fig. 11 u. 29, Taf. XII)

zeigen, sind die stärker gefärbten Körnchen meistens nicht vollständig in die blassere Grundmasse eingebettet, sondern springen knötchenförmig hervor, so dass die Geisseln perlschnurartig aussehen. Wenn eine normale Structur vorläge, müssten doch auch solche Geisseln, welche keine Körnchen enthalten, wenigstens eine schwach warzige Oberfläche besitzen. Davon war aber nie etwas zu sehen, alle körnchenfreien Geisseln waren glatt. Vergleicht man aber mit solchen gekörnten Geisseln die Bilder gereizter Pseudopodien von Orbitolites, welche Verworn[1]) gegeben hat, so wird die grosse Aehnlichkeit beider sofort auffallen. Beim Abmessen des zur Verdünnung bestimmten fauligen Wassers, beim Vermischen, endlich beim Uebertragen auf das Deckglas und beim Eintrocknen sind die Geisseln einer ganzen Reihe verschiedenartiger Einwirkungen ausgesetzt, so dass nicht das Eintreten, sondern vielmehr das Ausbleiben von Veränderungen unser Erstaunen erregen müsste. Wenn nun auch das Protoplasma schwingender Geisseln fester gefügt und widerstandsfähiger sein muss, als das kriechender Pseudopodien, so darf man doch auch dem ersteren, wie seine schnelle Zersetzung noch zeigen wird, nicht die Zähigkeit eines Muskels zuschreiben. Was bei der Durchschneidung eines Pseudopodiums von Orbitolites augenblicklich eintritt, kann unter der Wirkung der Präparation an den festeren Geisseln in einer halben Stunde auch erfolgen. Dass in manchen Präparaten nur vereinzelte Geisseln gekörnt sind, würde sich vielleicht durch eine schnelle Rückbildung und Wiederauflösung der Körnchen erklären lassen. Da keine Experimente über diese erst bei der Niederschrift auftauchenden Fragen vorliegen, so mag einstweilen der Hinweis auf sie genügen. Ebenso muss es unentschieden bleiben, welche der vielen bei der Präparation einwirkenden Umstände gerade diese Veränderung der Geisseln hervorrufen. Endlich ist es auch ohne besondere Untersuchungen unmöglich, festzustellen, worauf die Körnchenbildung zurückzuführen ist, ob auf eine theilweise Gerinnung oder eine ungleichmässige Verquellung des Geisselplasmas. Ihnen, wie Künstler will, einen körnigen Bau zuzuschreiben, liegt kein Grund vor. Im Gegentheil sprechen alle angeführten Bedenken dafür, dass die Körnchen nur in Folge äusserer Einwirkungen entstehen.

---

1) Bewegung der lebenden Substanz. Fig. 4, p. 25, Fig. 7, p. 29, Fig. 9, p. 33.

Aus Künstler's Darstellung geht nicht hervor, wodurch ihm der Nachweis der Körnchen gelang, es heisst nur[1]), dass sie nach der Behandlung mit färbenden Reagentien sichtbar wurden. Welche der früher aufgezählten Reagentien (Picrocarminsaures Ammon, diverse Anilinfarben, Osmiumsäure) aber Künstler im einzelnen Falle anwendete, wird nicht erwähnt. Da aber die genannten Reagentien nicht unbedingt den ursprünglichen Zustand fixiren, so vermag ich auch nicht Künstler's Ansicht beizustimmen, dass wirklich die Körnchen der Geisseln ein natürlicher, zweifelloser Bestandtheil dieser sind. Ebenso wie der durch unvollständige Quellung entstehende Achsenstrang der Flimmergeisseln von Euglena, ist auch die Körnchenreihe der Peitschengeisseln von Polytoma und Bodo eine Scheinstructur. Sie mag hier weiterer Untersuchung besonders empfohlen sein.

Auch an einer absterbenden Peitschenschnur von Polytoma wurde einmal ein Zerfall in feine Körnchen beobachtet (Fig. 14, Taf. XII), auf die obige Erklärung sicherlich ebenfalls anzuwenden ist.

Bei beiden Arten von Flagellaten-Geisseln konnte somit ein feinerer, mikroskopisch noch nachweisbarer Bau des schwingenden Fadens nicht festgestellt werden. Gleichwohl unterliegt es keinem Zweifel, dass der homogen erscheinende Faden einen feinsten, in einer bestimmten Anordnung seiner Theilchen (Micelle) beruhenden Bau besitzen muss, worauf schon die Torsionen des Geisselfadens, seine Einrollungen, die Anordnung der Flimmerhaare hinweisen.

II. Abwerfen und Einziehen der Geisseln.

Bei manchen Bakterien, z. B. Typhusbacillus und Bacillus subtilis findet man, wie Löffler besonders für den ersteren hervorhebt, oft eine Unmenge abgerissener, „freier" Geisseln in den Präparaten, während die Bacillen selbst oft nur noch vereinzelte Geisseln und nicht mehr die üppigen Behänge tragen wie sonst. Es erhob sich deshalb die Frage, ob die freien Geisseln schon in der Kultur sich fanden und im Verlauf des Lebens normaler Weise abgeworfen

1) l. c., p. 21.

worden waren, oder ob sie eine Folge der Präparation sind. Letzteres würde eine grosse Empfindlichkeit der Geisseln voraussetzen. Von einer Untersuchung der Flagellaten liess sich auch hier nähere Auskunft erhoffen.

Da es vielleicht Manchem willkommen sein dürfte, die in der Literatur weit zerstreuten Angaben über Abwerfen und Einziehen der Geisseln zusammengestellt zu sehen, so gebe ich zunächst im Folgenden eine Auswahl dessen, was ich in der von mir durchgesehenen Literatur vorfand. Auch auf die Infusorien, die Schwärmsporen von Algen und Pilzen, sowie die Spermatozoiden der Gefässpflanzen wird diese Literaturübersicht ausgedehnt werden.

Literatur.

Flagellaten. Der Uebergang in den bewegungslosen Dauerzustand (Cyste) ist natürlich mit einem Verschwinden der Geisseln verbunden, ebenso wie auch oft vor der Theilung die Bewegung aufhört, die Geisseln verschwinden. Wie diese sich dabei verhalten, findet sich in der Literatur nur ausnahmsweise sorgfältig beschrieben, gewöhnlich heisst es nur, die Geissel „wird eingezogen", „verschwindet", „geht verloren", „wird abgeworfen", ohne dass aber mit diesen Ausdrücken wirklich ein bestimmter, genau beobachteter Vorgang gemeint ist. Bütschli[1]) fasst die über Flagellaten vorliegenden Angaben folgendermassen zusammen: „wo dieser Vorgang (Verlust der Geisseln) jedoch bis jetzt genauer beobachtet wurde, scheinen die Geisseln hierbei meist einfach abgeworfen zu werden. Nur selten wird dagegen eine Einziehung derselben nach Art der Pseudopodien beobachtet". Ein näheres Eingehen auf die Literatur dieses Gegenstandes ergiebt, dass irgend welche vergleichende Untersuchungen über das Verhalten der Geisseln noch gar nicht angestellt worden sind und dass nur wenige Beobachter neben entwickelungsgeschichtlichen und morphologischen Arbeiten anderer Art beiläufig auf die Geisseln zu sprechen kommen.

Für *Polytoma Uvella* finde ich in einer älteren Arbeit Schneider's[2])

---

1) l. c., Protozoëen, p. 673.

2) Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1854, p. 197.

folgende Schilderung: „Die Art, wie die schwärmenden Exemplare zur Ruhe kommen, scheint folgende zu sein. Die Geisseln verkürzen sich allmählich, indem an ihrem freien Ende die Substanz sich in Form eines Knöpfchens ansammelt, schliesslich verschwindet der fadenförmige Theil ganz und statt der Geisseln sitzen zwei Bläschen am vorderen Theil der Hüllhaut (Fig. 15)." Und weiter: „Ob aber wirklich alle so veränderten Exemplare sich mit Cysten umgeben, kann ich nicht sicher angeben. Bei langsam vertrocknenden Infusionen mit Polytoma findet man im Bodensatz wohl Polytomen mit den beschriebenen Bläschen, aber keine Cysten, und es ist nicht unmöglich, dass solche Exemplare auch noch auf andere Weise zur Fortpflanzung beitragen." Schneider's mitgetheilte Beobachtung erstreckt sich, wie man sieht, nur auf einen Abschnitt des Geisselschwundes, denn es bleibt immer noch unentschieden, ob die an Stelle der Geisseln sich findenden Bläschen später noch in den Körper der Flagellate eingezogen oder aber abgestossen werden. Man vergleiche hierüber meine später mitzutheilenden eigenen Beobachtungen. Auch Dallinger und Drysdale[1]) haben solche in Bläschen umgewandelte Geisseln bei Polytoma gesehen, freilich ohne den wahren Sachverhalt zu erkennen.

Bei einer anderen Flagellate, der Colonie bildenden *Codosiga pulcherrima* hat Clark[2]) eine ebensolche Veränderung der Geissel vor der Theilung beschrieben. Er schildert, dass die Spitze der Geissel anschwillt, während diese sich stark verkürzt; den ganzen in wenigen Minuten sich abspielenden Vorgang vergleicht Clark mit dem „running down of a cotton-thread in the flame of a candle". Schon in einer Minute war die Geissel auf $^1/_4$ ihrer ursprünglichen Länge verkürzt. Dann verschwand sie plötzlich, ohne eine Spur zurück zu lassen. Ob der Rest der verquellenden Geissel in den Körper aufgenommen wurde oder nicht, konnte demnach auch Clark nicht sicher erkennen. Dieselbe Beschreibung giebt auch ein späterer Beobachter der Codosiga, nämlich Fisch[3]). Er verfolgte die Schrumpfung der Geissel bis zu einem kleinen, am Körperscheitel sitzenden stumpfen Zapfen, der bald schnell verschwand.

---

1) Monthly microscop. journal 1874, XII, p. 268, Taf. XXXV, Fig. 26, 27.
2) Annals and Magaz. nat. hist., 4. Serie, I, 1868, p. 191.
3) Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. 1885, XLII. Bd., p. 94.

Ob dieser letzte Rest durch die sehr zarte Hülle der Codosiga auch wirklich in deren Inneres übertrat, bleibt auch bei dieser Beobachtung noch unentschieden.

Eine Angabe Dallinger's[1]) über die Einziehung der Geisseln bei einer anderen Flagellate *(Dallingera)* kann ihrer geringen Genauigkeit wegen unberücksichtigt bleiben. Andere ausführliche und sichere Mittheilungen über Einziehung der Geisseln habe ich nicht gefunden.

Nach Seligo[2]) starben die Geisseln der von ihm untersuchten Flagellaten leicht ab und wurden, wenn sie nicht unverändert abfielen, zu einer kugeligen Blase degenerirt. In diese geht, nach Seligo's Deutung, allmählich alles Geisselplasma über, während die Geissel mehr und mehr sich verkürzt. Er hat demnach dieselben Erscheinungen beobachtet, wie Schneider an Polytoma, Clark an Codosiga.

Die gleiche Veränderung der Geisseln in kleine, dem Vorderende ansitzende Bläschen hat wohl auch Perty[3]) bei *Cryptomonas polymorpha* vor sich gehabt. Er giebt aber keine Erklärung oder auch nur Vermuthung über die Entstehung der krystallhellen Bläschen, deren Zusammenhang mit den Geisseln ihm unbekannt blieb.

Zahlreicher sind die Angaben über das Abwerfen der vollständigen, noch unveränderten Geisseln. Dieser Vorgang tritt oft ein, ohne dass eine Encystirung oder Theilung daraufhin erfolgt, nur als Zeichen eines gewissen Unbehagens, in das die Organismen durch die Anfertigung des Präparates versetzt worden sind.

Für *Euglena* hat Klebs[4]) eine grosse Empfindlichkeit der Geisseln gegenüber äusseren Einflüssen beschrieben. So genügt nach dem Genannten bei Euglena Ehrenbergii das einfache Hinüberbringen auf den Objectträger, selbst ohne Veränderung des Wassers, um sofort die Cilie zum Absterben zu bringen. Hieraus erklärt Klebs die Thatsache, dass diese Art so selten mit der Geissel beobachtet worden ist. Das erste Zeichen des Absterbens ist nach Klebs eine scheibenförmige Anschwellung der Cilienspitze. Sehr bald wird die Geissel dann abgeworfen und geht rasch unter Vacuolenbildung zu

1) Proceedings of royal philos. soc., 1878, XXVII, p. 336.
2) Cohn's Beiträge z. Biologie, IV.
3) Zur Kenntniss kleinster Lebensformen, 1852, p. 131, Taf. XI, 1 E.
4) Untersuchungen aus dem bot. Instit. Tübingen, I, p. 255.

Grunde. An den sehr langen Cilien der Trachelomonas-Arten konnte Klebs nach der Abtrennung vom Körper noch Zusammenziehen und Strecken beobachten. Die Geisseln von Euglena viridis wurden sofort abgeworfen, wenn Klebs die Organismen in verdünnte Karminsäure oder verdünnte Salzlösungen übertrug. Ob auch vor der Theilung die Geissel der Euglena einfach abgeworfen oder aber eingezogen wird, vermochte Klebs nicht festzustellen.

Einige sehr bemerkenswerthe Beobachtungen über Abwerfung von Geisseln bei Peridineen, speciell *Glenodinium*, verdanken wir Bütschli[1]). Ich lasse die eigenen Worte des Autors folgen. „Die Glenodinien stellen zunächst allmählich ihre Bewegungen ein und liegen ruhig da, wobei von der hinteren Geissel nichts mehr zu sehen ist. Dann bemerkt man plötzlich, wie sich in der Gegend der Querfurche eine Geissel zu einem dichten korkzieherartigen Gewinde aufrollt. Ganz kurz darauf löst sich diese zu einem kleinen Packet aufgerollte Geissel mit einem Ruck von dem Körper ab und bewegt sich ein Stück weit fort. Dieses kleine Geisselpacket kann nun zunächst einige Secunden ruhig liegen bleiben und dann plötzlich in heftig umherflatternde Bewegung übergehen, oder es schwimmt gleich nach der Abstossung in dieser Weise weiter. Diese Bewegung der abgelösten Geissel dauert etwa eine Minute oder wenig länger lebhaft fort. Dabei bleibt die Geissel stets eng aufgerollt. Endlich gelangt sie zur Ruhe, indem sie ohne Zweifel völlig abstirbt." Diese sehr interessante Beobachtung bestätigt und erweitert die bereits erwähnte Angabe von Klebs, dass die Trachelomonas-Geisseln nach der Ablösung ebenfalls sich noch einige Zeit strecken und zusammenziehen. Eine so lebhafte Ortsbewegung aber, wie Bütschli beschreibt, war für abgelöste Geisseln noch nicht bekannt.

In derselben Abhandlung[2]) erwähnt fernerhin Bütschli, dass vor der Häutung von Glenodinium ebenfalls die Geisseln abgeworfen werden.

Bütschli's wörtlich citirte Darstellung der Geisselablösung bei zur Ruhe kommenden Glenodinien wird vollkommen bestätigt durch Schilling[3]), der auch die schnelle Bewegung der bereits

---

1) Morphol. Jahrb. 1885, X. Bd., p. 535.
2) l. c., p. 540.
3) Flora 1891, p. 259.

abgeworfenen, zusammengedrehten oder in Knäuel verschlungenen Geissel von Glenodinium cinctum beschreibt. Nach Schilling soll bei Glenodinium neglectum die eine Geissel verquellen, noch bevor sie abgeworfen worden ist, und erst bei der nachfolgenden Häutung entfernt werden.

Als Resultat der Literaturdurchsicht ergiebt sich somit, dass bei den Flagellaten das Abwerfen der Geissel vorherrscht, ein vollständiges Einziehen überhaupt noch nicht beobachtet worden ist.

Infusorien. In der bereits oben citirten Arbeit Schneider's[1]) werden auch Beobachtungen über ein Infusor, *Stylonychia pustulata*, mitgetheilt. Bei der Encystirung nimmt das Infusor allmählich Kugelgestalt an, die Wimpern fallen dann schnell ab. Bei einem solchen kugelförmigen Exemplar konnte Schneider unter dem Mikroskop das Abfallen der Wimpern und die Ausscheidung der Membran bequem verfolgen. Auch Cienkowski[2]) hat an demselben Infusor beobachtet, dass vor der Encystirung die Cilien „stufenweise verschwinden", freilich ohne näher anzugeben, ob sie eingezogen oder abgeworfen werden. Aus Cienkowski's Abbildungen (Taf. X, Fig. 28—30, Taf. XI, Fig. 1—4) geht wohl aber fast mit Gewissheit hervor, dass Schneider's Angabe richtig ist. Das Wimperkleid zeigt mehr und mehr Lücken, ohne dass die noch festsitzenden Cilien kürzer geworden wären oder sonst sich verändert hätten, was doch wohl bei einem langsamen Einziehen einem Beobachter wie Cienkowski nicht entgangen sein würde.

Andere zuverlässige Angaben über das Verhalten der Cilien bei der Encystirung der Infusorien scheinen nicht vorzuliegen, da auch Bütschli[3]) nur die obige Mittheilung Schneider's erwähnt.

Schwärmsporen von Algen. Die Durchsicht einer sehr grossen Anzahl botanischer Arbeiten hat ergeben, dass die Autoren, ähnlich wie bei den Flagellaten, meist mit nichtssagenden Ausdrücken über das Verhalten der Cilien beim Erlöschen der Bewegung von Algenschwärmsporen hinweggehen; bald ist hier von Verlust, bald von Einziehen die Rede, ohne nähere Beschreibung des Vorganges. Einige genaue Berichte sind aber doch zu finden.

---

1) Archiv f. Anat. u. Phys., 1854, p. 200.
2) Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1855, VI, p. 301.
3) Protozoëen, III, p. 1651.

Für die grossen mit einem dichten Wimperkleid bedeckten Schwärmsporen von *Vaucheria* beschreibt Strasburger[1]) die Einziehung der Cilien folgendermassen: „Man sieht an der Spitze der Cilien ein Knöpfchen auftreten, das an Grösse zunimmt in dem Maasse als sich die Cilie verkürzt und dann schliesslich in die Hautschicht aufgenommen wird“. Da die Vaucheria-Spore bereits im letzten Abschnitt ihrer Schwärmzeit eine zarte Cellulosehaut ausscheidet, so muss die Einziehung durch die junge Membran hindurch erfolgen. Hierauf weist auch Strasburger[2]) in einer späteren Arbeit besonders hin. In dieser erwähnt Strasburger auch, dass bei den zur Ruhe kommenden Schwärmsporen von Oedogonium und Cladophora die Cilien ebenfalls eingezogen werden. Für Cladophora hebt er besonders hervor[3]), dass dabei die Cilien allmählich kürzer und dicker werden. Nach demselben Beobachter werden bei Haematococcus pluvialis die Cilien, soweit sie sich ausserhalb der Cellulosehülle finden, desorganisirt, soweit sie innerhalb dieser liegen, in den Zellkörper eingezogen[4]).

Da die in Ruhe übergehenden Schwärmsporen von Cladophoren und Oedogonien noch keine Membran abgeschieden haben, so nähert sich hier die Einziehung der Cilien dem gleichen Vorgang an den Pseudopodien der Rhizopoden. In demselben Sinne ist auch die Einziehung der Cilie in die Schwärmspore von Botrydium[5]) und bei den schwärmenden Sexualzellen der Phaeosporeen zu deuten. Bei den letzteren ist der Vorgang sehr ausführlich von Berthold[6]) beschrieben worden. Wenn die grossen, zweiciligen, schwärmenden Eier zur Ruhe kommen, verschmelzen ihre Cilien vollständig mit dem membranlosen Protoplasma. Mit diesem nackten Ei verschmilzt dann auch der kleine männliche Schwärmer, auch seine beiden Cilien werden in das Copulationsproduct mit aufgenommen. Erst dann wird die Cellulosehaut abgeschieden. Alle bisher besprochenen Fälle betreffen nackte Algensporen, nur mit Ausnahme der bereits eine zarte Membran tragenden Vaucheria-Spore, bei allen

---

1) Studien über das Protoplasma, Jena 1876, p. 9.
2) Histol. Beiträge, IV, 1892, p. 69.
3) Histol. Beiträge, IV, p. 77.
4) l. c., p. 91.
5) Berthold, Protoplasmamechanik, p. 94.
6) Mittheil. zool. Station Neapel, 1881, II. Bd., p. 401.

werden die Cilien nicht abgeworfen, sondern nach Art der Pseudopodien eingezogen. Es scheint demnach, als ob eine gewisse Regelmässigkeit bestünde. Um so auffallender nun ist es, dass Strasburger[1]) und ebenso Berthold[2]) für die ebenfalls nackten, ungeschlechtlichen Schwärmer von Ulothrix ausdrücklich hervorheben, dass die Cilien nicht eingezogen, sondern ganz abgeworfen werden. Da aus Dodel's[3]) Arbeit nicht genau zu ersehen ist, wann die Hautbildung bei den ungeschlechtlichen Schwärmern erfolgt, so wäre ja immerhin noch denkbar, dass durch eine vorausgehende Membranabscheidung die Einziehung der Cilien verhindert wäre. Dem stünde allerdings das beschriebene Verhalten der Schwärmspore von Vaucheria gegenüber.

Schwärmsporen von Pilzen. Für die Schwärmsporen eines kleinen parasitischen Wasserpilzes *(Rhizidium Zygnematis)* hat Büsgen[4]) das Verschwinden der Geissel folgendermassen beschrieben: „Nun bemerkt man, dass das Ende der Cilie sich ösenförmig umgeschlagen hat. Die Einkrümmung schreitet in wenigen Minuten derart fort, dass die Geissel bald einen an den Körper des Schwärmers anhaftenden Ring darstellt, indem die Spitze sich an die Basis angelegt hat; seltener ragt das äusserste Ende noch über den Anheftungspunkt der Cilie heraus und schmiegt sich einer anderen Stelle des Reifens an. Dabei scheint sich die Geissel gleichzeitig zu verkürzen, wobei sich ihre Masse an einigen Orten zu kleinen Knötchen zusammenzieht. Schliesslich wird sie so zart und schwer sichtbar, dass über ihr endliches Schicksal nichts festgestellt werden konnte.“ Allem Anschein nach hat hier keine Einziehung, sondern eine Zersetzung der Geissel beim Aufhören der Schwärmbewegung stattgefunden.

Spermatozoiden. Schacht[5]) hat bei einer Untersuchung über die Spermatozoiden der Moose, Gefässkryptogamen und Characeen vorwiegend mit eingetrockneten Präparaten gearbeitet und hebt mehrfach hervor, dass die Cilien bei langsamem Eintrocknen auf dem

1) Zellbildung u. Zelltheilung, I. Aufl., p. 157. In der letzten, III. Aufl., des Buches fehlt diese Angabe.

2) Protoplasmamechanik, p. 94.

3) Jahrb. wiss. Bot., X.

4) Cohn's Beiträge z. Biologie, IV, p. 255, Taf. XIII, 2.

5) Die Spermatozoiden im Pflanzenreich, 1864.

Objectträger sich am besten erhalten. Nirgends erwähnt er, dass die Cilien abgebrochen oder verschwunden waren.

Eigene Beobachtungen an den Spermatozoiden eines Farnkrautes bestätigen dies, in dem gebeizten Präparate sassen alle Cilien noch dem verunstalteten Körper des Spermatozoides an.

Dass die Cilien der Spermatozoiden wenig empfindlich und sehr beständig sind, wird auch durch die Angabe Engelmann's[1]) bestätigt, dass die Schwänze vieler thierischer Spermatozoën (vom Frosch z. B.) noch häufig, auch wenn sie völlig vom eigentlichen Körper abgetrennt sind, sich bewegen.

Eigene Beobachtungen.

Um Resultate zu erhalten, die für einen Vergleich mit den Bakterien geeignet waren, mussten einmal die Flagellaten in ebensolchen Unmengen wie jene, dicht gehäuft, einander stossend und drängend, beobachtet werden, um festzustellen, ob die Geisseln der bunt durcheinander wimmelnden Individuen sich störend beeinflussten. Allbekannt sind ja solche Massenvorkommnisse von Euglena, Chlamydococcus und anderen. Ich habe Euglena viridis und Polytoma Uvella mehrmals in solchen Mengen vor mir gehabt, dass die Individuen, wie in den dichtesten Bakterienansammlungen, sich zusammendrängten.

Andererseits war zu untersuchen, ob die Herstellungsweise der Bakterienpräparate, Eintrocknen eines verdünnten Tropfens auf dem Deckglas, nachtheilig auf die Geisseln einwirkte. Es wurde deshalb festgestellt, wie die Geisseln der Flagellaten beim Verdünnen des sie enthaltenden Wassers und beim Eintrocknen des Tropfens sich verhalten. Die Beobachtung wurde theils im hängenden Tropfen ausgeführt, dessen allmähliche Verdunstung unmittelbar unter dem Mikroskop verfolgt wurde, theils an Deckglastrockenpräparaten, die nach Löffler'scher Methode gebeizt waren.

1. Polytoma Uvella.

Die Polytomen sind keineswegs immer gleich stark empfindlich und verhalten sich im hängenden und eintrocknenden Tropfen des-

1) Hermann's Handbuch der Physiol., I, 1, p. 394.

halb nicht immer ganz gleich. Wenn man Polytomen im Freien gesammelt und sie eine Strecke weit zu tragen gehabt hat, so sind sie schon durch die damit verbundenen Einwirkungen etwas nachtheilig beeinflusst. Wenn sie dann aber einen Tag vielleicht ruhig im Zimmer gestanden haben, so haben sie sich erholt, ihre Geisseln sind gegenüber den Einflüssen der Präparation weniger empfindlich. Um das Gesagte zu veranschaulichen, mögen einige meiner Beobachtungen genauer besprochen werden. Im Frühjahr 1892 und 1893, beide Mal in der ersten Hälfte des März, bevölkerten Polytomen in zahllosen Mengen eine Abtheilung des Aquariums im Leipziger botanischen Garten. Dort wurde das sie enthaltende Wasser geschöpft und nur wenige Schritte in das Zimmer getragen. In beiden Jahren war der Organismus sehr empfindlich.

Schon gleich nach der Herstellung des hängenden Tropfens begannen, obgleich alle Individuen noch lebhaft umherschwärmten, die Veränderungen einiger Geisseln. Selbstverständlich nimmt mit der der Zeit auch die Zahl derjenigen Individuen zu, an deren Geisseln sich die Folgen der Präparation zeigen. So wurde in einem Falle in 25 Minuten dreimal das Abwerfen von Geisseln unmittelbar beobachtet, schon drei Minuten nach Herstellung des Tropfens fand sich eine abgeworfene Geissel, zehn Minuten nach Beginn der Beobachtung wurden die ersten sogleich zu schildernden Quellungskugeln gefunden. Niemals wurde beobachtet, dass die Geisseln in den Körper eingezogen werden, immer werden sie „abgeworfen". Hierbei hat man zwei Fälle zu unterscheiden: entweder werden die Geisseln, ohne selbst bereits irgend wie verändert zu sein, abgestossen oder sie erleiden vor ihrer Abtrennung erst eine andere, als Verquellung erscheinende Veränderung und lösen sich erst später ab.

Das Abwerfen unveränderter Geisseln wurde siebenmal unter dem Mikroskop genau beobachtet, bereits abgeworfene, noch unveränderte Geisseln wurden in grosser Zahl gefunden. Die ihre Geisseln abstossenden Individuen lebten noch, wie aus dem regelmässigen Spiel der beiden contractilen Vacuolen nahe der Spitze sich ergab. Ob während der vollen Bewegung einzelne Geisseln abgeworfen werden, konnte natürlich nicht beobachtet werden. Die Individuen, an denen der Vorgang genau verfolgt wurde, lagen ruhig da, theils am Rande des Hängetropfens, theils der Unterseite des Deckglases anhaftend. Ihre Geisseln schlugen zunächst noch sehr

lebhaft, dabei bald gerade ausgestreckt, bald peitschenförmig verschlungen erscheinend, auch ihre sichtbare Spitze, also die Spitze des Peitschenstieles, war noch nicht verändert, noch nicht knopfig angeschwollen. Plötzlich, meist nach einem sehr kräftigen Schwunge, reisst die Geissel an ihrer Basis ab, oft einen kaum sichtbaren Stummel zurücklassend. Niemals wurde ein Zerbrechen in mehrere Stücke beobachtet. Die abgerissene Geissel zuckt noch ein oder einige Male und wird dann ruhig, bald gerade ausgestreckt, bald geschlungen. Nach einiger Zeit, wenigen Minuten, schwillt die abgerissene Geissel an der Spitze knopfig an, als erstes Zeichen der nun sich anschliessenden Zersetzung.

Das Abwerfen der ganzen unveränderten Geisseln beobachtet man am häufigsten bald nach der Herstellung des Hängetropfens, nach einiger Zeit aber, ½—¾ Stunde später, herrscht das Abwerfen verquollener Geisseln vor. Die zunächst noch schlagende Geissel beginnt, so wie später die unverändert abgeworfene, an ihrer Spitze knopfig anzuschwellen resp. ihre Spitze einzurollen. In kurzer Zeit, im Verlaufe weniger Minuten, rückt diese Anschwellung an der Geissel abwärts, wobei die Geissel natürlich immer kürzer wird (Fig. 27a, Taf. XII). Schliesslich sitzt statt dieser ein Knopf oder Kügelchen dem Körper des Polytoma auf, oft neben einer noch vollständig ausgestreckten Geissel (Fig. 27b u. c, Taf. XII). Diese Art der Geisselveränderung, die Contraction, ist auch bereits von Schneider[1]) an Polytoma beobachtet worden, wie in der Literaturübersicht zu finden ist. Ueber das weitere Schicksal dieser Bläschen giebt Schneider keine Auskunft. In derselben Weise ist ja auch von Clark der Vorgang bei Codosiga beschrieben worden; desgleichen von Strasburger bei der Schwärmspore von Vaucheria.

Die kleinen, aus den contrahirten Geisseln hervorgegangenen Bläschen werden nun aber niemals in den Körper aufgenommen, sondern eher oder später abgestossen, um weiter zu verquellen. Auch dieser Vorgang kann sich noch vor der Ablösung vollziehen, so dass man sehr oft Exemplare mit stark veränderten, noch ansitzenden Bläschen findet. Diese sind nach beendeter Contraction der Geisseln noch klein, so wie es Schneider (l. c.) abbildet und wie es auch meine Abbildungen (Fig. 27b, c, Taf. XII) zeigen. Bald beginnt

1) l. c., Archiv f. Anat. u. Phys., 1854, p. 197, Taf. IX, Fig. 15.

aber eine starke Vergrösserung der Kügelchen, wobei sie immer matter und matter werden, sie übertreffen oft schliesslich sogar an Grösse den Körper des Polytoma, dem sie noch anhaften (Fig. 28, Taf. XII). Zuweilen sieht man auch neben einer solchen aufgetriebenen Quellungskugel die andere Geissel noch unverändert und ausgestreckt[1]). Die gequollenen Kugeln lösen sich später vom Polytomakörper ab, man sieht sie, oft bis fast zur Unsichtbarkeit verquollen, in dem Tropfen liegen. In den verquellenden Kugeln wimmeln meist einige winzige Körnchen, die letzten festen Reste der zerfallenden Geissel, in Molecularbewegung umher. Nachdem die Bläschen fast bis zur Unsichtbarkeit aufgequollen sind, ist es natürlich nicht möglich, ihr weiteres Schicksal unmittelbar zu beobachten. Es ist wohl aber die Annahme gerechtfertigt, dass sie schliesslich vollständig zerfliessen und aufgelöst werden.

Diejenigen Geisseln, welche unverändert abgeworfen werden, gehen bald zu Grunde, entweder in ähnlicher Weise wie die zu Bläschen contrahirten, noch ansitzenden Geisseln oder in einfacherer Weise. Die Zersetzungserscheinungen abgeworfener Geisseln sollen im nächsten Capitel geschildert werden.

Das Endergebniss aller der beschriebenen Vorgänge ist das gleiche, Vernichtung und Zersetzung der Geisselsubstanz, die nicht wieder in den Körper der Polytomen aufgenommen wird.

Das Abwerfen unveränderter Geisseln und die Contraction noch ansitzender erweisen sich nur als verschiedene Stadien eines und desselben Vorganges. Die Entscheidung darüber, in welchem Zustande die Geisseln sich ablösen, hängt einmal von ihrer Empfindlichkeit und zweitens von der Zeit ab, während welcher die ungünstigen Bedingungen wirken. Herrschen diese erst kurze Zeit, wie in einem eben hergestellten Hängetropfen, so schlagen alle Geisseln noch lebhaft genug, um sich losreissen zu können, denn dieser Vorgang wird scheinbar nicht allein von dem Protoplasten angeregt. Die Geissel ist, nachdem sie einmal fertig entwickelt ist, ein vom übrigen Körper ziemlich unabhängiger Theil des ganzen Organismus.

Bei längerem Aufenthalt im hängenden Tropfen werden dann

---

1) Derartige Bilder haben auch Dallinger und Drysdale (Monthly micros. journ., XII, Taf. LXXXV) vor sich gehabt, aber ganz anders gedeutet.

unter dem andauernden Einfluss der ungünstigen Bedingungen die Geisselschläge schwächer, die Geisseln reissen deshalb meistens nicht mehr ab, sondern contrahiren sich und verquellen am Körper des Polytoma. Während das Abreissen der ganzen, noch zuckenden Geisseln das Werk eines Augenblickes ist, lösen sich die Bläschen nur sehr langsam ab, sie können bis zum vollständigen Unsichtbarwerden haften bleiben, sie können auf jedem anderen Stadium der Verquellung sich ablösen. Da diese ebenfalls langsam verläuft, so kommt es, dass man $^1/_2$ Stunde lang und länger die Bläschen an den Polytomen hängen sieht, ehe sie sich ablösen.

Bis zum völligen Eintrocknen des Hängetropfens wurden natürlich nicht alle Geisseln, wohl aber die meisten abgeworfen oder contrahirt; viele Individuen trockneten am Deckglas fest mit vollkommen unveränderten Geisseln.

Dem Verhalten des empfindlichen Polytoma mag jetzt das eines weniger zarten, im October 1893 gesammelten gegenüber gestellt werden. An dieser Form, übrigens ebenfalls Polytoma Uvella, wurde besonders der Einfluss studirt, den die Verdünnung mit Wasser und die langsame Eintrocknung auf dem Deckglas hat. Beide Umstände konnten ja bei gleicher Empfindlichkeit der Geisseln zu verschiedenen Erfolgen führen. Das am 17. October gesammelte Material hatte bis zum 19. October ruhig im Zimmer gestanden und sich von den Einflüssen des Transportes erholt. Die eingetrockneten Tropfen wurden nach Löffler gebeizt und gefärbt, und an den fertigen Präparaten das Verhalten der Geisseln studirt.

Ohne Verdünnung. Am 19. October wurden auf einige Deckgläser kleine (eine kleine Platinöse), auf andere grosse (zwei grosse Platinösen) Tropfen des unverdünnten, die Polytomen enthaltenden, fauligen Wassers gebracht. Die kleinen Tropfen trockneten in 17, die grossen in 78 Minuten ein. Es waren soviel Polytomen vorhanden, dass sie an einigen Stellen sich zu einem zellgewebeartigen polygonalen Maschenwerk aneinander gelagert hatten. Die Dauer des Eintrocknens war ohne Einfluss auf die Geisseln geblieben. In beiden Fällen trugen alle Individuen, ganz vereinzelte Ausnahmen abgerechnet, noch ihre beiden Geisseln, diese selbst waren unverändert, an der Spitze nicht knopfig angeschwollen oder eingerollt. Abgeworfene Geisseln waren nur sehr wenige zu finden und auch diese zeigten noch keine Zersetzungserscheinungen.

Mit Verdünnung. Das faulige Wasser wurde mit Leitungswasser von annähernd derselben Temperatur in verschiedenen Verhältnissen verdünnt und zwar 1 : 10, 1 : 12, 1 : 20, 1 : 100. Da alle Verdünnungen die gleichen Resultate ergaben, so sollen nur die beiden letzten besprochen werden; in dem einen Falle wurde 0,1 ccm der organismenreichen Flüssigkeit mit 2 ccm, im andern 0,2 ccm mit 20 ccm Leitungswasser verdünnt und gemengt. Sogleich darauf wurden dann auf Deckgläser kleine, mittelgrosse und grosse Tropfen übertragen. Ihr Eintrocknen dauerte bei 20facher Verdünnung 12, 75 und 124 Minuten, bei 100facher Verdünnung 14, 68 und 127 Minuten. Bei 20facher Verdünnung trugen alle gesunden Individuen, abgesehen von ganz vereinzelten Ausnahmen, noch ihre Geisseln. Diese waren unverändert, gleichviel wie lange das Eintrocknen gedauert hatte. Auch die starke Verdünnung 1 : 100 hatte keinen auffallenden Einfluss. Der kleine, in 14 Minuten getrocknete Tropfen enthielt nur wenige Individuen; sie alle trugen noch ihre unveränderten Geisseln. In den beiden anderen Tropfen waren zahlreiche Individuen vorhanden, fast alle hatten ihre Geisseln unverändert behalten. Ein kleiner Zuwachs an abgeworfenen Geisseln war aber gegenüber der 20fachen Verdünnung doch nicht zu verkennen; immerhin war ihre Zahl noch so gering, dass sie gegenüber den noch ansitzenden Geisseln gänzlich zurücktraten. Auf den ersten Blick gewährten die Präparate denselben Eindruck, wie die der 20-fachen Verdünnung.

Innerhalb der beobachteten Grenzen war somit der Grad der Verdünnung und die Dauer des Eintrocknens ohne Einfluss auf die Geisseln gewesen. Bei der Herstellung von Bakterienpräparaten wird jedenfalls eine noch längere Eintrocknungsdauer nicht vorkommen, dagegen muss die Verdünnung 1 : 100 oft noch überschritten werden. Bei den Polytomen noch weiter zu gehen, war nicht wohl möglich, da sonst zu wenig Exemplare in die Präparate gekommen wären. Jedoch lassen die Erfahrungen an Bakterien erkennen, dass viel grössere Verdünnungen von den Geisseln vertragen werden.

Nochmals sei besonders betont, dass die benutzten Polytomen wenig empfindlich waren und sich im Zimmer von den ungünstigen Wirkungen des Sammelns erholt hatten. Dass dieses wirklich nachtheilige Folgen hat und die Empfindlichkeit der Geisseln steigert, mögen folgende Beobachtungen veranschaulichen.

Als am 17. October das eine halbe Stunde vom Institute eingesammelte Material ins Zimmer gebracht worden war, wurden sofort unverdünnte Tropfen auf Deckgläsern in ungefähr 15 Minuten eingetrocknet. Fast alle Individuen trugen noch ihre beiden Geisseln, diese selbst waren unverändert. An demselben Tage, aber sieben Stunden später hergestellte, ebenfalls unverdünnte Präparate, bei denen das Eintrocknen ungefähr 1/2 Stunde gedauert haben mochte, zeigten eine grosse Empfindlichkeit der Geisseln. Die meisten Polytomen hatten sie verloren, sie lagen auf den verschiedensten Stadien der Zersetzung umher, von der ersten schleifenförmigen Einkrümmung der Spitze an bis zur vollendeten Contraction zur Quellungskugel. Da beide Präparate in gleicher Weise hergestellt waren, so konnte ihr auffälliger Unterschied nur durch eine verschiedene Empfindlichkeit der Geisseln hervorgerufen worden sein. Die gleichen Beobachtungen werden noch bei Euglena zu besprechen sein. Der ungünstige Einfluss des Sammelns scheint sich demnach nicht sogleich in voller Stärke zu zeigen.

Auch die Verdünnung mit Wasser ist für solche empfindlichere Geisseln nicht gleichgültig, wie Folgendes zeigt. Gleichzeitig mit den unverdünnten Präparaten, die sofort nach dem Sammeln hergestellt wurden, wurden auch verdünnte Tropfen auf Deckgläser aufgetragen. Nur wenige der zahlreichen Polytomen trugen noch unveränderte Geisseln, diese waren entweder abgerissen oder zu jenen Bläschen umgestaltet, deren Bildung bereits beschrieben wurde (Fig. 2, 3, Taf. XII). Auch die abgeworfenen Geisseln befanden sich auf verschiedenen Stadien der Zersetzung und Einrollung, worüber man das dritte Capitel vergleichen wolle. Die Verdünnung betrug hier sicherlich nicht mehr als 1 : 10, das Eintrocknen der Tropfen mochte eine Stunde gedauert haben. Ein Hinweis auf die Resultate, welche mit demselben Material zwei Tage später erhalten wurden, wird genügen, um die verschiedene Empfindlichkeit der Geisseln zu veranschaulichen. Mit dem Sammeln und Nachhausetragen sind besonders drei Umstände verbunden, die nachtheilig wirken könnten: Temperaturwechsel, Erschütterung, Sauerstoffmangel. Der Temperaturwechsel, dem gegenüber diese Organismen auch im Freien sich sehr gleichgültig verhalten, konnte an dem warmen Octobertage, wo das Zimmer noch nicht geheizt war, nicht in Betracht kommen. Welcher der beiden andern Umstände stärker einwirkte, vermag ich nicht

sicher zu bestimmen, jedoch möchte ich dem Sauerstoffmangel, der in dem verkorkten Gläschen eintreten musste, den grösseren Einfluss zuschreiben. Hier können selbstverständlich nur Experimente entscheiden. Für meine Zwecke genügte die Feststellung der Thatsache, dass ungünstige Einflüsse sich auch in einer Steigerung der Empfindlichkeit der Geisseln äussern können.

Niemals habe ich weder an lebenden Polytomen, noch in den Präparaten eine Einziehung der Geisseln gefunden, so dass es wohl als erwiesen angesehen werden kann, dass bei diesen Organismen die Geisseln immer abgeworfen werden. Die von Schneider und von Dallinger und Drysdale beschriebenen, als Einziehungsstadien gedeuteten Bilder stellen nur gewisse Zustände des Absterbens dar und sind wohl erst während der Präparation entstanden. Ebenso wird es wohl auch mit den für Codosiga beschriebenen Erscheinungen sich verhalten.

Dass auch bei der Theilung der Polytomen die Geisseln nicht eingezogen werden, geht aus Angaben Schneider's[1]) und Dallinger und Drysdale's[2]) hervor. Die Genannten fanden entleerte Häute der Muttergeneration mit den noch ansitzenden, unveränderten Geisseln.

Wenn man im hängenden Tropfen so viel Polytomen vor sich hat, dass sie sich wie dicht gehäufte Bakterien fortwährend stossen und drängen, so wird man doch nicht bemerken, dass sie sich mit ihren Geisseln gegenseitig stören. Ein einziges Mal habe ich gesehen, wie durch den Anprall eines anderen Individuums eine Geissel am Grunde abbrach. Ganz anders verhielt es sich mit dem gewöhnlich unsichtbaren Theil der Peitschengeissel, der dünnen und langen Schnur, deren merkwürdiges Schicksal bereits im vorigen Capitel geschildert wurde.

2. Euglena viridis.

Die Empfindlichkeit der Euglena-Geissel ist schon von Klebs besprochen und auch in der Literaturübersicht erwähnt worden. Aus meinen Beobachtungen sei hervorgehoben, dass auch hier eine verschiedene Empfindlichkeit je nach den Umständen herrscht.

---

1) Archiv f. Anatom. u. Physiol., 1854, p. 195.

2) Monthly microsc. journal, XII, p. 265, Taf. XXXIV, Fig. 11.

Gleichzeitig mit den Polytomen, theils mit ihnen vermengt, waren im October 1893 auch Euglenen eingesammelt worden. Sogleich, nachdem das Material ins Zimmer gebracht worden war, wurden unverdünnte Tropfen auf Deckgläser übertragen, wo sie ungefähr in $^1/_4$ Stunde eintrockneten. Ungefähr die Hälfte der Euglenen trug noch die Geissel, die selbst noch keinerlei Spuren der Zersetzung zeigte. Die abgeworfenen Geisseln waren fast alle noch unverändert, ihre Spitze nicht verquollen, nicht eingerollt. Nur einige wenige der abgerissenen Geisseln befanden sich in den ersten Stadien des Vergehens.

Von demselben Material wurden sieben Stunden später wiederum unverdünnte Präparate, deren Eintrocknen ungefähr $^1/_2$ Stunde dauerte, hergestellt. Auf den ersten Blick unterschieden sich diese durch viel mehr geissellose Individuen, viel mehr abgerissene, auf allen Stadien der Zersetzung begriffene Geisseln von den andern Präparaten. Wiederum hatte, wie bei Polytoma, die nachtheilige Einwirkung des Sammelns und des Transportes nicht sogleich ihr Maximum erreicht, dies trat erst einige Stunden später ein. Damit stimmt ja auch die Erfahrung, dass die Bewegungen der Euglenen gleich nach dem Sammeln am allgemeinsten und lebhaftesten sind, dass aber schon bald viele Euglenen in einen Ruhezustand übergehen. Ehe dies geschieht, sind bereits ihre Geisseln empfindlicher geworden und fallen leichter ab. Dass aber auch gleich nach der Ernte die Euglenen schon ungünstig beeinflusst waren, zeigt die erste Reihe von Präparaten, in denen ungefähr die Hälfte der Individuen ihre Geisseln verloren hatten.

Als das Material zwei Tage im Zimmer gestanden hatte, waren freilich sehr viele Euglenen bereits encystirt, die noch beweglichen aber hatten sich erholt. Ein grosser, unverdünnter Tropfen hatte 78 Minuten zum Eintrocknen gebraucht. Fast alle Individuen waren noch mit der Geissel ausgerüstet, diese noch spitz und unverquollen. Ein im Verhältniss 1 : 10 verdünnter Tropfen, der in 72 Minuten eintrocknete, ergab dasselbe Bild. In beiden Fällen eine viel geringere, mit Polytoma übereinstimmende, Empfindlichkeit als am Sammlungstage. Etwas leichter als bei Polytomen scheinen aber die Geisseln bei Euglenen immer abzureissen.

An lebendem Material habe ich hier das Abwerfen der Geisseln nicht unmittelbar beobachtet; es genügte hier die Untersuchung der

eingetrockneten Tropfen. So sei noch erwähnt, dass in einem unverdünnten Hängetropfen eine halbe Stunde nach seiner Herstellung noch alle Individuen lebendig waren, ihre Geisseln schwingend. Schon 10 Minuten später waren sie von den meisten abgerissen. Jetzt war freilich auch das Wasser fast völlig verdunstet. Diese Beobachtung wurde einen Tag nach dem Sammeln des Materiales angestellt.

Wenn man einen Hängetropfen mit Euglenen längere Zeit beobachtet, so wird man oft sehen, dass die ursprünglich dünne Geisselspitze, sobald sie an dem Deckglas hängen bleibt, sofort scheibenförmig anschwillt, ähnlich den Haftballen der Ampelopsisranken.

Wirklich kleben die Geisseln jetzt mit ihrer Spitze mehr oder weniger fest; da aber der übrige Theil noch lebhaft hin- und herzuckt, so reissen sie sich oft wieder los. Die Anschwellung der Geisselspitze bleibt aber so lange wenigstens, als man ein Individuum in dem Wirrwarr verfolgen kann, also sicher einige Minuten, erhalten. Ob sie überhaupt wieder zurückgebildet wird, vermag ich nicht anzugeben. So schnell wie sie in Folge der Berührung oder, wenn man will, des Berührungsreizes entsteht, so schnell verschwindet sie sicher nicht wieder.

Klebs[1]), der ebenso wie seine Vorgänger dieselbe Erscheinung beobachtete, hält die Anschwellung für das erste Zeichen des Absterbens. Meiner Ansicht nach hat man aber diese durch die Berührung hervorgerufene Anschwellung der noch lebendigen und die beginnende Aufrollung der absterbenden Geissel wohl zu unterscheiden. Die Contraction noch ansitzender Geisseln bis zu kleinen Bläschen wurde bei Euglena nicht in lückenloser Beobachtung an einzelnen Exemplaren verfolgt; ihr Vorkommen aber festgestellt. Als ein unverdünnter Tropfen auf dem Objectträger mit dem Deckglas bedeckt worden war, trat in kurzer Zeit fast an allen Individuen der erwähnte Vorgang ein. Gleich nach der Herstellung des Präparates hatten viele Geisseln eine scheibenförmig verbreiterte Spitze, es waren diejenigen, die an das Deckglas anklebten. Schon wenige Minuten später aber trugen fast alle Individuen anstatt der Geissel ein kleines Bläschen, so wie bei Polytoma. Die nachfolgenden Veränderungen

---

1) l. c., Untersuchung im Tübinger Institut, I, p. 255.

dieser wurden hier nicht beobachtet, sie würden sich wohl aber später abgelöst haben. Hier dürfte wohl der Druck des Deckglases die schnelle und allgemeine Contraction der Geisseln herbeigeführt haben.

Auch bei Euglena habe ich niemals eine Andeutung dafür gefunden, dass die Geisseln in den Körper eingezogen werden, immer werden sie abgeworfen. Die Zersetzung dieser beschreibt das nächste Capitel.

Wenn der Tropfen sehr viel Euglenen enthält, so dass diese sich stossend und drängend durcheinander wimmeln, scheinen sie sich doch mit ihren Geisseln nicht zu verfangen und zu stören. Auch in den gefärbten Präparaten konnte ich nichts Derartiges finden.

3. Andere Flagellaten.

Nur mit wenigen Worten sei noch erwähnt, dass andere Flagellaten (Pandorina morum, Chlorogonium euchlorum, Bodo, Monas guttula) das gleiche Verhalten der Geisseln zeigten wie Euglena und Polytoma: bald eine geringere Empfindlichkeit und alle Geisseln noch ansitzend, bald empfindlicher und fast alle Geisseln abgerissen.

4. Verhalten der Geisseln bei der Plasmolyse.

Bei *Euglena viridis*, deren Inhalt mit der Hülle fest verwachsen ist, war gar keine Contraction des ersteren zu bemerken. Der ganze Körper der Euglena schrumpft, die Hülle mit sich ziehend, die Geissel hört auf zu schlagen, wird aber weder eingezogen, noch abgeworfen. Beim Wasserzutritt dehnt sich der Körper wieder aus, Geisselbewegung und Metabolie fangen wieder an.

Bei *Pandorina morum*, *Gonium pectorale* und *Chlorogonium euchlorum* werden bei Plasmolyse ebenfalls die Geisseln nicht eingezogen, der Inhalt zieht sich zwar Anfangs von der Haut zurück, aber vorläufig nicht an der die Geisseln tragenden Spitze der Zellen. Ehe aber die Contraction auch diese Stelle erreicht hat, geht sie schon wieder zurück durch sehr rasches Eindringen des Salzes. Die ganze Erscheinung dauert oft nur einen Augenblick.

Fast ebenso schnell geht auch bei *Polytoma Uvella* und *Chlamydomonas* die Plasmolyse wieder zurück, die Geisseln werden auch hier nicht eingezogen oder abgeworfen. Es gelingt aber hier zuweilen, während der Contraction des Inhaltes seinen Zusammenhang mit der Insertionsstelle der Geisseln zu sehen. Es bleibt ein dünner, diese Stelle mit dem contrahirten Inhalt verbindender Strang übrig. Auch ohne Plasmolyse findet man bei Polytoma gelegentlich, wie schon Schneider[1]) erwähnt, Individuen, deren Inhalt sich von der Spitze zurückgezogen hat und mit ihr nur durch einen dünnen Strang verbunden ist. Da diese Individuen ungeschwächt sich bewegen, so scheint wirklich dieser Strang auch physiologisch als Verbindung zwischen den Geisseln und dem Inhalt zu dienen. Nach dem Auswaschen der schwachen Salzlösung beginnt auch bei Polytoma die Bewegung der Geisseln von Neuem.

III. Das Absterben der Geisseln.

Es dürfte auf den ersten Blick überflüssig erscheinen, wenn dem Absterben der Geisseln, einem so nebensächlichen und bedeutungslosen Vorgange ein besonderes Capitel gewidmet wird. Da aber absterbende und sich zersetzende Geisseln oft höchst merkwürdige und zu Täuschungen Veranlassung gebende Bilder gewähren, so dürfte das Folgende doch nicht ganz ohne Werth sein.

In der Literatur habe ich keine besonderen Angaben gefunden, Klebs[2]) sagt nur, dass die abgeworfene Geissel von Euglena rasch unter Vacuolenbildung zu Grunde geht. Nach Seligo[3]) degeneriren die Geisseln zu kugeligen Blasen, in die allmählich alles Geisselplasma übertritt.

Eine andere bereits citirte Angabe verdanken wir Büsgen[4]), der für die Cilie der Schwärmer eines Rhizidium eine Einrollung beschreibt. Das Object ist aber zu zart und fein, so dass es für derartige Beobachtungen nicht geeignet war. Büsgen erwähnt noch,

1) l. c., Archiv f. Anat. u. Physiol., 1854, p. 193, Taf. IX, 13 u. 14.
2) l. c., p. 256.
3) l. c., Cohn's Beiträge, IV, p. 175.
4) l. c., Cohn's Beiträge, IV, p. 255.

dass die Geisselsubstanz während der Einrollung an einigen Stellen zu kleinen Knötchen sich zusammenzieht.

Alles über das Absterben der Geisseln bisher Mitgetheilte konnte sich nur auf den sichtbaren Theil dieser beziehen. Erst in Folge jenes feineren, nur durch Löffler's Beizungsmethode nachweisbaren Baues verdient auch der Zersetzungsvorgang der Geisseln eine besondere Beachtung.

1. Polytoma Uvella.

Die Peitschengeisseln dieser Flagellate haben bei der mikroskopischen Beobachtung des lebenden Materiales ein verschiedenes Verhalten gezeigt, die einen wurden unverändert, in ausgestrecktem Zustande abgeworfen, die andern verkürzten sich, während sie am Körper noch festsassen, zu kleinen Bläschen und schienen diese Veränderung durch eine Verquellung ihrer Substanz zu erleiden. Die gebeizten Präparate ergänzen diese Beobachtungen nicht nur in Bezug auf die unsichtbare Peitschenschnur, sondern auch rücksichtlich der als Verquellung und Contraction erscheinenden Umgestaltung der Geisseln zu kleinen Bläschen. Dieser Vorgang beansprucht, wie das vorige Capitel lehrt, nur wenige Minuten, während die endgültige Zersetzung des später sich ablösenden Bläschens wohl eine Stunde und noch länger dauern mag.

Noch ansitzende, in Bläschen verwandelte Geisseln enthielt in grosser Menge ein Präparat, das am 17. October, gleich nach dem Sammeln des Materiales, mit Wasserverdünnung hergestellt und gebeizt worden war. Einige Bilder aus diesem und einem andern Präparat findet man in den Fig. 2—4, Taf. XII wiedergegeben. Das der unmittelbaren Beobachtung als Bläschen erscheinende Gebilde enthüllt sich als der aufgerollte Peitschenstiel, der zu einem Ring oder einer Oese oder einem uhrfederartigen Gebilde (Fig. 2) sich eingerollt hat. Diese Oese erscheint in Fig. 2 u. 3 noch leer, d. h. sie war mit Wasser gefüllt, während sie in Fig. 4 einen schwach gefärbten Inhalt umschliesst, der dem während der Einrollung verquellenden Geisselstiele entstammt. Die Bläschen sind also nicht homogene, durch eine gleichmässige Verquellung der ganzen Geisselsubstanz entstandene Gebilde, sondern ösen- oder ringartige Einrollungszustände des Geisselstieles, dessen Verquellung oft erst nach

der Einrollung beginnt. Fängt sie früher schon an, so füllt sich die Oese des sich einrollenden Geisselfadens mit der verquellenden und sich lösenden Substanz, genau so wie eine kleine Drahtöse, die man in Wasser taucht, mit diesem sich erfüllt (Fig. 4).

Dasselbe Präparat vom 17. October enthielt auch sehr viel abgerissene Geisseln auf allen Stadien der Einrollung. Da ein zu gleicher Zeit hergestelltes, aber nicht verdünntes Präparat keine abgerissenen und überhaupt keine eingerollten Geisseln enthielt, so folgt hieraus, dass diese nicht bereits vor der Herstellung des verdünnten Präparates abgerissen und eingerollt waren. Diese Veränderungen mussten in der einen Stunde sich abspielen, die bis zum Eintrocknen des Tropfens verstrich. So ersieht man, dass auch ausgestreckt abgeworfene Geisseln nicht mehr Zeit zu ihrer Aufrollung und Zersetzung erfordern als noch ansitzende.

Aber nicht alle unverändert abgeworfenen Geisseln rollen sich noch ein, ehe sie sich zersetzen. Einige und unter gewissen, nicht näher ermittelten Umständen sogar die meisten bleiben ausgestreckt und verfallen so der Auflösung (Fig. 25, Taf. XII). Stiel und Schnur werden immer substanzärmer und färben sich in Folge dessen immer schwächer. An einigen war auch eine schwache Zerfaserung des Peitschenstieles undeutlich bemerkbar.

Die Einrollung abgeworfener Geisseln scheint nicht immer bis zur völligen Zusammenrollung der ganzen Geisseln zu führen, sondern auf verschiedenen Stufen still zu stehen. So glaube ich wenigstens manche der beobachteten Bilder deuten zu müssen. Solche verschieden weit eingerollte Geisseln zersetzen sich dann wie die nicht eingerollten.

Viele Geisseln, die ausgestreckt abgeworfen waren, rollen sich aber sicher noch ein und beginnen während dieser Veränderungen auch bereits zu verquellen. Während selbstverständlich an noch ansitzenden Geisseln die Einrollung nur von der Spitze aus anfangen kann, rollen sich abgeworfene ebenso oft, ja vielleicht sogar etwas häufiger von der Basis aus ein (Fig. 16—18, 20, Taf. XII). In solchen Fällen ist das Schicksal der dünnen Schnur besonders deutlich zu erkennen. Sie verliert sehr bald so viel ihrer ursprünglich schon geringen Substanz, dass nur noch ganz schwache Färbungen zu erreichen sind. Einmal (Fig. 18) hatte die absterbende Schnur in eine Reihe winziger Körnchen sich aufgelöst, in allen anderen Fällen blieb sie bis zu ihrem Unsichtbarwerden homogen.

Wenn die Einrollung von der Spitze beginnt (Fig. 3, 4, 8, 26, Taf. XII), wird die Schnur nicht mit eingerollt, diese Veränderung beschränkt sich immer auf den Peitschenstiel, der auch in dieser Beziehung als besonderes Organ sich erweist. Bald ist die Schnur auf den sich einrollenden Stiel aufgewickelt (Fig. 8), bald ist sie ganz oder theilweise abgerissen (Fig. 3, 4, 26). Jedenfalls fängt die Einrollung des Geisselapparates nicht an dem Ende der Schnur an und setzt sich dann auf den Stiel fort. Beide Theile der Geissel verändern sich unabhängig von einander. Eine von beiden Enden des Stieles gleichzeitig beginnende Einrollung wurde bei Polytoma nicht beobachtet, während sie bei den Flimmergeisseln von Euglena und Monas nicht selten vorkommt.

Der Anfang der Einrollung, gleichviel von welcher Seite aus sie beginnt, besteht in einer Umbiegung oder Einkrümmung des Stielendes und führt zur Oesenbildung, zunächst noch ohne dass diese mit verquollener Geisselsubstanz sich ausfüllt (Fig. 16, 17, 20, Taf. XII). Zuweilen bildet die abgeworfene Geissel Verschlingungen anderer Art (Fig. 21, Taf. XII). Bald füllt sich die kleine Oese mit schwach färbbarem Inhalt und gleichzeitig schreitet die Einrollung weiter fort (Fig. 22, 23a—c, Taf. XII). Zuletzt ist der ganze Stiel zu einem scheibenförmigen Gebilde uhrfederartig aufgerollt (Fig. 23c), das vorausgehende Stadium veranschaulicht Fig. 23b. Das Endresultat besteht in einer vollständigen Auflösung des eingerollten Stieles, dessen Schnur bereits vorher verschwunden ist. Die letzten, undeutlichen, nur noch ein mattgefärbtes Fleckchen darstellenden Reste lassen sich nicht mehr sicher von anderen Unreinlichkeiten des Präparates unterscheiden.

Ebenso vergänglich wie die noch nicht abgerissene Schnur sind natürlich auch deren Fetzen und Bruchstücke, mit denen die Geisselstiele zuweilen behängt sind. An der sich einrollenden, abgeworfenen Geissel, welche Fig. 26, Taf. XII abgebildet ist, wird man ein solches Anhängsel sehen. Sie verschwinden sehr schnell und sind an ganz eingerollten Geisseln nicht mehr zu finden.

Man vergleiche auch den Abschnitt über die Körnchenstructur, die ja aller Wahrscheinlichkeit nach auch nur eine Zersetzungs- oder doch wenigstens eine vorübergehende Reizerscheinung ist. Ob die kleinen Körnchen, welche in den aus den Geisseln entstandenen Bläschen herumwimmeln, und jene Körnchen, welche zuweilen in

den Geisseln sichtbar sind, zusammengehören, vermag ich nicht zu entscheiden. In den gefärbten Präparaten war der schwach gefärbte Inhalt der Oesen immer homogen und körnchenfrei.

2. Euglena viridis.

In dem der Geisselstructur gewidmeten ersten Capitel wurde bereits darauf hingewiesen, dass viele Geisseln als erstes Zeichen der Schädigung mehr oder weniger aufquellen, wodurch eine Scheinstructur hervorgerufen werden kann. Diese täuscht einen dichten Achsenstrang und eine weniger dichte, blass gefärbte Grundmasse vor. Auch auf den verschiedensten Zuständen der Einrollung können durch die nebenherlaufende Quellung derartige Bilder entstehen, deren Deutung Anfangs Schwierigkeiten bietet.

Genau wie bei Polytoma zersetzen sich abgeworfene Geisseln auch hier zuweilen ohne Einrollung, jedoch scheint diese meistens einzutreten. Lebendes Material würde die Einrollung der Geissel ebenso wie bei Polytoma als Bläschenbildung erscheinen lassen. Die Zeit, die eine Euglena-Geissel bis zur völligen Zersetzung braucht, schätze ich auf eine Stunde.

Ihrem eigenartigen Bau entsprechend liefern die absterbenden Flimmergeisseln der Euglenen höchst merkwürdige Bilder. Solange die Geisseln noch festsitzen, rollen sie sich natürlich nur von der Spitze ein, bei abgerissenen aber kann dieser Vorgang auch am entgegengesetzten Ende oder von beiden gleichzeitig beginnen (Fig. 5, 6, Taf. XI). Auch andere Verschlingungen des Fadens (Fig. 4d, Taf. XI), ähnlich wie bei Polytoma, werden beobachtet. Gewöhnlich rollt sich die Geissel nur von einem Ende auf, bis sie zu einem uhrfederartigen Gebilde geworden ist. Je nach dem Grade, den die nebenherlaufende Quellung erreicht hat, ergeben sich verschiedene Bilder, die mit Hilfe der Figuren-Erklärung verständlich sind (Fig. 3, 7 bis 13, Taf. XI).

Da die Flimmern nur in einer Längsreihe angeordnet sind, so fragt es sich, ob eine bestimmte Beziehung zwischen ihrer Lage und der Einrollungsrichtung der Geissel besteht. Fast scheint es so zu sein, denn man findet immer die Cilien nach allen Seiten von dem bereits eingerollten Theil ausstrahlen (Fig. 3, 7—13, Taf. XI). Hieraus freilich kann man mit Sicherheit wohl nicht schliessen,

dass die Convexität der Einrollung immer nach der flimmerbesetzten Seite der Geissel gerichtet ist. Da diese selbst oft mehrfach gedreht ist, so dass die Cilien bald rechts, bald links und nur selten gänzlich auf einer Seite liegen, wie in Fig. 4a, so könnte auch bei jeder beliebigen Einrollungsrichtung doch immer das Bild entstehen, welches sich darbietet. Schon das der gänzlichen Aufrollung vorausgehende Stadium (Fig. 13) ist sehr merkwürdig und absonderlich, noch mehr gilt dies aber von vollständig eingerollten und in der Zersetzung weit vorgeschrittenen Geisseln (Fig. 4f, 14—16, Taf. XI). Sie sind in scheibenförmige Gebilde mit allseitig ausstrahlenden Cilien verwandelt. Wenn die Quellung den eingerollten Faden noch nicht durch und durch ergriffen hat, dann findet sich in der mattgefärbten Grundmasse auch noch ein stärker gefärbter, zusammengerollter Faden (Fig. 14), der Achsenstrang. In anderen Fällen fehlt dieser, an seiner Stelle liegt vielleicht nur noch ein schattenhafter, etwas stärker gefärbter Rest weniger stark verquollener Geisselsubstanz (Fig. 15). Ebenso wie diese, verquellen und lösen sich auch die Cilien, so dass ihre Zahl mehr und mehr abnimmt. Den letzten, noch sicher bestimmbaren Rest einer abgestorbenen Geissel stellt Fig. 16 dar. Nur noch wenige mattgefärbte Cilien gehen von einem kleinen Kügelchen, dem dürftigen Rückstand der Geisselmasse aus.

Anfang und Ende des ganzen Vorganges, die kräftige Flimmergeissel und der unscheinbare Rest sehen sich so unähnlich, dass nur durch eine Vergleichung aller Zwischenstadien ihre Zusammengehörigkeit sich nachweisen lässt. Hoffentlich genügen die beigegebenen Figuren, um alle Zweifel zu beseitigen.

Die Endstadien der Zersetzung (Fig. 14—16) könnte man ohne Kenntniss des Zusammenhanges für selbstständige Organismen, vielleicht winzige Rhizopoden halten.

Es bleibt noch übrig, darauf hinzuweisen, dass die Cilien absterbender Geisseln gewöhnlich nicht abgeworfen werden, sondern an ihr haftend allmählich sich auflösen. Nur ganz ausnahmsweise lagen einige abgebrochenen Cilien neben der Geissel, ohne dass aber mit Sicherheit ihre Zusammengehörigkeit hätte festgestellt werden können. Widersinnig wäre ja die Vermuthung nicht, dass die Cilien, ähnlich wie das bei eintrocknenden Infusorien zuweilen sicherlich vorkommt, von den Geisseln abfielen.

3. Monas Guttula.

In einem seit einigen Wochen ruhig dastehenden Heuinfus hatte sich dieser Organismus reichlich entwickelt, alle Individuen waren lebhaft bewegt. Es waren schwach verdünnte Tropfen auf Deckgläser ungefähr in zwei Stunden eingetrocknet. Die meisten Geisseln waren abgerissen und in lebhaftester Zersetzung begriffen. Hier unterlag es keinem Zweifel, dass eine abgeworfene Geissel in zwei Stunden bis auf geringe Reste sich zersetzen kann.

Auch bei dieser Flagellate geht dem Zerfall der Geisseln nicht immer eine Einrollung voraus. Solche nicht eingerollte, absterbende Flimmergeisseln stellen die Fig. 19 u. 20, Taf. XI dar. Von einem Ende aus hat die Verquellung des Fadens begonnen, in Fig. 19 ist sie erst etwas über die Hälfte vorgerückt, in Fig. 20 hat sie das andere Ende fast erreicht. Die verquellenden Geisseln verbreitern sich nicht bloss, sondern strecken sich auch beträchtlich, so dass sie, wie ein Vergleich von Fig. 21 u. 20 zeigt, das Doppelte bis Dreifache ihrer ursprünglichen Länge erreichen. In Folge dieser Streckung rücken die Anfangs sehr dicht stehenden Cilien weiter auseinander; ein Theil von ihnen wird aber während der Verquellung auch schon gelöst oder vielleicht abgeworfen.

Die Einrollung abgeworfener Geisseln erfolgt gewöhnlich von einem Ende aus (Fig. 21, 22, Taf. XI), kann aber auch an beiden Enden gleichzeitig beginnen (Fig. 18, Taf. XI). Vollkommen eingerollte Geisseln gewähren wiederum ganz absonderliche Bilder (Fig. 23—26, Taf. XI), ein uhrfederartig aufgerollter, stark gefärbter Faden, von dem nach allen Seiten die feinen Cilien ausstrahlen. Allmählich entstehen dann, durch Verquellung des Fadens und durch theilweise Auflösung der Cilien, solche Zersetzungsbilder (Fig. 26) wie bei Euglena.

Ergebnisse.

Mit Hilfe der Löffler'schen Beizungsmethode gelingt es an den Geisseln der Flagellaten einige höchst merkwürdige Structuren nachzuweisen.

Zwei Formen von Geisseln wurden bis jetzt gefunden: Flimmergeisseln und Peitschengeisseln.

Die Flimmergeissel besteht aus einem homogenen Faden, der mit einer oder mehreren Reihen kurzer, dünner, zugespitzter Härchen (Cilien) besetzt ist. Einreihig ist die Flimmergeissel von Euglena viridis, opponirt zweireihig diejenige von Monas Guttula.

Die Peitschengeissel besteht aus einem dicken, bisher für die ganze Geissel gehaltenen und ungefärbt allein sichtbaren homogenen Stiel und einer von dessen Spitze entspringenden, 2—3mal so langen, sehr zarten Schnur, die wie die Schnur einer Wagenpeitsche durch die Schläge des Stieles hin- und hergeschwungen wird. Ausser bei Polytoma sind solche Peitschengeisseln noch bei Bodo und Chlorogonium gefunden worden.

Obgleich bis jetzt von jeder Gattung nur eine Species untersucht wurde, so ist doch nicht zu zweifeln, dass innerhalb einer Gattung die Geisselstructur immer die gleiche sein wird. Sie verspricht deshalb ein sehr werthvolles systematisches Unterscheidungsmerkmal zu werden, um so wichtiger, als viele der anderen bisher benutzten Merkmale weniger beständig und schwerer fixirbar sein dürften. Der Nachweis der feinen Structur gelingt mit gut wirkender Beize sehr leicht und sicher.

Die Empfindlichkeit der Geisseln, die oft erheblich gesteigert erscheint, äussert sich nicht bloss darin, dass sie abgeworfen werden, sondern auch in anderen leicht eintretenden Veränderungen, die zu Fehlschlüssen über die wahre Structur führen können.

Durch unvollständige Quellung entsteht in den Geisseln von Euglena eine Scheinstructur: der mittlere, noch nicht gequollene Theil des Fadens erscheint als dichter, stärker sich färbender Achsenstrang, der äussere gequollene Theil als weniger dichte, schwach gefärbte Grundmasse.

Bei Polytoma und Bodo ist eine nicht selten sichtbare Körnchenstructur des Peitschenstieles ebenfalls nur eine Folge der Präparation.

Auch die von Künstler beschriebene, damit übereinstimmende Structur der Geisseln ist so aufzufassen.

Bei den Peitschengeisseln reisst die zarte Schnur oft ab, ihre Bruchstücke bleiben an den Stielen hängen und bedecken sie oft mit eigenthümlichen, spirillenähnlichen Anhängseln.

Niemals wurde eine Einziehung der Geisseln in den Körper der Flagellaten beobachtet, immer werden unter ungünstigen Um-

ständen die Geisseln abgeworfen, theils unverändert, theils auf verschiedenen Stadien der Zersetzung und Verquellung.

Auch die am Körper zu kleinen Bläschen contrahirten Geisseln lösen sich noch ab, um ganz zu zerfliessen. Der als Verquellung und Contraction erscheinende Vorgang besteht in einer Zusammenrollung der Geissel zu ösen-, ring- oder uhrfederartigen Gebilden. Mit der Aufrollung ist eine Verquellung der Geisselsubstanz, eine Zersetzung der Flimmern und Peitschenschnur verbunden.

Die letzten Reste absterbender Flimmergeisseln erinnern an winzige, rhizopodenartige Organismen und können leicht zu Täuschungen führen.

Die Aufrollung der Geisseln vollzieht sich in wenigen Minuten, die vollständige Zersetzung ungefähr in einer Stunde.

Bei geringer Empfindlichkeit ist die Verdünnung des die Organismen enthaltenden Wassers und langsames Eintrocknen insofern ohne Einfluss auf die Geisseln, als sie nicht abgeworfen werden. Die ersten Stadien der Verquellung der Geisselsubstanz und Körnchenausscheidungen können aber auch jetzt sich bemerkbar machen.

Nackte Schwärmzellen (Schwärmsporen von Algen) scheinen meistens ihre Cilien einzuziehen, wenn sie zur Ruhe kommen, umhäutete Organismen dagegen abzuwerfen.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen, mit Ausnahme der Fig. 27 u. 28 auf Taf. XII, wurden nach Präparaten entworfen, die nach Art der Bakterienpräparate durch Eintrocknen auf dem Deckglas und anschliessende Beizung und Färbung hergestellt waren. Gezeichnet wurde mit apochrom. Ocular 12 und apochrom. Zeiss'scher Oelimmersion 2 Millim., was einer Vergrösserung von 1500 entspricht. Nur die Abbildungen 4, 5, 6, Taf. XI und 5, 14, Taf. XII wurden mit Ocular 4 gezeichnet, sind also 500-mal vergrössert.

Tafel XI. Flimmergeisseln.

Fig. 1—17. *Euglena viridis.*

Fig. 1. Eine Geissel nur mit Fuchsin gefärbt, nicht gebeizt, keinerlei feinerer Bau erkennbar.

Fig. 2. Gebeizte Flimmergeissel der Euglena, von deren Oberfläche ein kleines Stück angedeutet ist, noch ansitzend und noch nicht eingerollt. Der Geisselfaden ist bereits in Folge der Präparation aufgeschwollen. (Unverdünnt, Eintrocknen ca. ½ Stunde.)

Fig. 3. Eine abgeworfene, sich einrollende Flimmergeissel theilweise verquollen und deshalb mit Scheinstructur des Achsenstranges. (Unverdünnt, Eintrocknen ½ Stunde.)

Fig. 4. Abgeworfene Geisseln auf verschiedenen Stadien der Einrollung (Oc. 4). *a* u. *b* noch vollkommen ausgestreckt; *a* ungedreht mit einseitiger Bewimperung; *b* dreimal gedreht und deshalb die Flimmern bald rechts, bald links zeigend; *c* beginnende Einrollung einer gedrehten Geissel; *d* andere Art der Ver-



Fig. 11. Bis zur Hälfte eingerollte, stark, aber gleichmässig gequollene Geissel, ohne Achsenstrang. (Unverdünnt, Eintrocknen 1/2 Stunde.)

Fig. 12. Das gleiche Stadium der Einrollung wie Fig. 11, aber mit ungleicher Verquellung und Scheinstructur. Das freie Ende des Geisselfadens ist noch nicht gequollen. (Unverdünnt, Eintrocknen 1/2 Stunde, dasselbe Präparat wie Fig. 7—9.)

Fig. 13. Einrollung fast vollständig, nur ein kleines Spitzchen des Geisselfadens ragt noch hervor, Scheinstructur deutlich. (Dasselbe Präparat wie Fig. 3.)

Fig. 14—16. Weitere Stadien eingerollter und sich zersetzender Geisseln aus demselben Präparat wie Fig. 3 u. 13. Fig. 14 mit Scheinstructur in Folge unvollständiger Quellung, Fig. 15 späterer Zustand, Fig. 16 letzter, noch sicher bestimmbarer Rest.

Fig. 17. Bruchstück einer abgestorbenen, aber nicht eingerollten Geissel mit einer Reihe ungleich grosser, stärker gefärbter Körnchen, über deren Bedeutung man den Text p. 194 vergleichen wolle. (Unverdünnt, dasselbe Präparat wie Fig. 14—16.)

Fig. 18—26. *Monas Guttula.*

Fig. 18. Abgeworfene, von beiden Enden sich einrollende Flimmergeissel mit opponirten Flimmerreihen.

Fig. 19. Absterbende, nicht eingerollte Geissel, die beiden Enden auf verschiedenen Stadien der Verquellung. Mit dieser ist hier ausser einer Verbreitung auch eine beträchtliche Streckung des Geisselfadens verbunden, was auch aus dem Auseinanderrücken der Flimmern ersichtlich ist. Ein Theil dieser ist freilich abgefallen oder gelöst.

Fig. 20. Absterbende, nicht eingerollte Geissel, in der Zersetzung weiter fortgeschritten als Fig. 19.

Fig. 21. Abgeworfene, sich einrollende, aber noch nicht gequollene Geissel mit opponirten, dichten Flimmerreihen.

Fig. 22—26. Weitere Stadien der Einrollung und Zersetzung, ähnlich wie bei Euglena, nur ohne starke Quellung und deshalb auch ohne Scheinstructur. Alle Figuren aus einem schwach verdünnten Präparat.

Tafel XII. Peitschengeisseln.

Fig. 1—28. *Polytoma Uvella.*

Fig. 1. Vorderende mit den beiden ungebeizten, gewöhnlich mit Fuchsinlösung gefärbten Geisseln. Die Schnur und sonstige Anhängsel sind nicht erkennbar. (Verdünnung 1 : 10, Eintrocknen 72 Minuten.)

Fig. 2—4. Eingerollte, an den Polytomen noch festsitzende und gebeizte Geisseln, den in Fig. 27 dargestellten Vorgängen entsprechend. Fig. 3 u. 4 lassen auch das Schicksal der Peitschenschnur erkennen, die nicht mit eingerollt wird. (Verdünnte Präparate.)

Fig. 5. Ein ganzes Polytoma mit seinen beiden Geisseln, von denen eine, einen genau geraden Faden bildend, Stiel und Schnur nicht unterscheiden lässt; die andere Geissel mit kurzem Rest der abgerissenen Schnur. (Ocular 4, Verdünnung 1 : 20, Eintrocknen 73 Minuten.)

Fig. 6. Peitschengeissel mit dickem Stiel, sich scharf absetzender, gestreckter Schnur und spirillenähnlichen Anhängseln. (Verdünnung 1 : 20, Eintrocknen 124 Minuten.)

Fig. 7. Geissel, deren Schnur zum grössten Theil um den Stiel gewickelt und abgerissen ist, nur ein Rest sitzt noch an der Spitze. Uebergangsbild für die Anhängsel. (Verdünnung 1 : 10, Eintrocknen 72 Minuten.)

Fig. 8. Ende einer abgerissenen Geissel, deren Einrollung eben beginnt, Schnur um den Stiel gewickelt. (Unverdünnt, Eintrocknen ca. 1/2 Stunde.)

Fig. 9. Peitschenstiel, dessen Schnur abgerissen ist, mit zahlreichen bakterienähnlichen Bruchstücken einer Schnur besetzt. (Verdünnung 1 : 20, Eintrocknen 72 Minuten.)

Fig. 10. Geissel mit Schnur und Anhängseln, eines davon auch der Schnur anhaftend. (Verdünnung 1 : 20, Eintrocknen 124 Minuten.)

Fig. 11. Geisselstiel mit deutlicher Körnchenreihe und Schnurresten. Ueber die Körnchenstructur vergleiche man den Text p. 201. (Verdünnung 1 : 100, Eintrocknen 68 Minuten.)

Fig. 12. Geissel von fremden Peitschenschnuren umwickelt, da die eigene Schnur noch zu lang ist, um die ganze Menge der aufgewickelten Schnur geliefert zu haben. (Verdünnung 1 : 10, Eintrocknen 72 Minuten.)

Fig. 13. Geissel, deren Schnur um den eigenen Stiel sich aufgewickelt hat. (Verdünnung 1 : 20, Eintrocknen 75 Minuten.)

Fig. 14. Eine vollständige Peitschengeissel mit schön erhaltener, zierlich gewundener Schnur, ohne Anhängsel. (Dasselbe Präparat wie Fig. 5, Ocul. 4.)

Fig. 15. Vorderende eines Polytoma mit beiden Geisseln, deren Stiele mit spirillenähnlichen Fetzen von Peitschenschnüren besetzt sind. (Verdünnung 1 : 20, Eintrocknen 124 Minuten.)

Fig. 16—18. Abgeworfene Geisseln, deren Stiele von der Basis aus sich einrollen, die Schnur ist in Fig. 18 feinkörnig punktirt, wohl nur eine Zersetzungserscheinung. (Schwach verdünnt, Eintrocknen ca. 1/2 Stunde.)

Fig. 19. Peitschengeissel mit zahlreichen bakterienähnlichen Resten der Schnur. (Verdünnung 1 : 10, Eintrocknen 72 Minuten.)

Fig. 20 u. 21. Abgeworfene, sich einrollende und verschlungene Geisseln, die noch geringe Schnurenreste tragen. Anhängsel fehlen. (Schwach verdünnt, Eintrocknen 1/2 Stunde.)

Fig. 22. Weiteres Stadium der Einrollung einer abgeworfenen Geissel. (Präparat wie vorige Figur).

Fig. 23a—c. Schlussstadien der Einrollung, bei c nur noch ein scheibenförmiges Gebilde übrig, den Bläschen der Fig. 27 entsprechend. (Dasselbe Präparat wie Fig. 20.)

Fig. 24. Entstehung der Anhängsel des Peitschenstieles durch Verfangen und Abreissen der Schnur. Näheres im Text p. 199. (Verdünnung 1 : 20, Eintrocknen 75 Minuten.)

Fig. 25. Abgerissene Geissel, die ohne vorherige Einrollung ihres Stieles zu Grunde geht; der starke Substanzverlust durch die geringere Färbung erkennbar. (Verdünnung 1 : 100, Eintrocknen 127 Minuten.)

Fig. 26. Abgerissene, theilweise eingerollte Geissel mit Schnur. (Dasselbe Präparat wie Fig. 8.)

Fig. 27 u. 28. Schematische, nach Skizzen entworfene Bilder der unmittelbar beobachteten, als Quellung und Contraction erscheinenden Aufrollung der Geisseln. Zu vergleichen die Fig. 2—4.

27a. Schnell vorübergehendes Mittelstadium, die Geisseln erscheinen an der Spitze knopfig geschwollen.

27b. In wenigen Minuten erreichtes Endstadium, die Geisseln zu kleinen Bläschen contrahirt, das linke Bläschen bereits aufschwellend.

27c. Eine Geissel noch ausgestreckt, die andere zum Bläschen zusammengezogen.

28. Weitere Veränderung eines Geissel-Bläschens zu einer den Polytomakörper an Grösse übertreffenden wasserhellen Kugel, die später sich ablöst.

Fig. 29. *Bodo spec.*

Ein ganzes Individuum mit schöner Peitschenstructur beider Geisseln, an der längeren Schleppgeissel nur noch ein kurzer Rest der Schnur. Die Stiele der Geisseln mit Körnchenreihe, über die man p. 201 des Textes vergleichen wolle.

Fig. 30. *Chlorogonium euchlorum.*

Vorderende mit den beiden Geisseln, deren Schnuren und Anhängsel die gleichen Erscheinungen zeigen wie bei Polytoma.

Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre.

Von

Arthur Weisse in Berlin.

Mit Tafel XIII u. XIV.

I. Fragestellung.

Es ist der mechanischen Theorie der Blattstellungen von verschiedenen Seiten der Vorwurf gemacht worden, dass sie das Auftreten der einzelnen Stellungssysteme, insbesondere der quirligen neben der spiraligen Blattstellung nicht genügend zu begründen vermöge. So hebt z. B. Delpino an mehreren Stellen seiner Teoria generale della fillotassi[1]) es mit besonderem Nachdruck hervor, dass sich nach mechanischen Principien nur die quincuncialen Stellungen des sogenannten Hauptsystems erklären liessen, dagegen sowohl die



in seinem neuen Lehrbuch[1]) aus, indem er sagt, es „bleiben viele Stellungsverhältnisse bei der mechanischen Theorie unerklärt, wie z. B. die alternirend zweireihige Blattstellung, die Anordnung der Blätter in gekreuzten Paaren oder in mehrgliedrigen Quirlen und vollends erst die so äusserst mannigfaltigen, aber unveränderlichen Stellungsverhältnisse der Blüthenblätter, welche den für jede Pflanze charakteristischen Blüthenbau bedingen".

Zum Theil sind diese Behauptungen wohl schon durch die umfassenden Untersuchungen Schumann's[2]) als widerlegt zu erachten; besonders gilt dies für die zweizeilige Blattstellung an vegetativen Sprossen sowie für die blüthenmorphologischen Verhältnisse, in denen Schumann die schon von Schwendener in der „mechanischen Theorie der Blattstellungen" entwickelten Grundsätze[3]) vollauf bestätigt findet. Da jedoch eine Einigung in dieser Frage noch keineswegs erreicht ist — dies beweist u. A. eine inzwischen erschienene Arbeit von Ludwig Koch[4]) —, so wird eine erneute Prüfung derselben, die von einem bisher fast unerörtert gebliebenen Gesichtspunkte ausgeht, wohl nicht als ganz überflüssig erscheinen.

Es sei sogleich erwähnt, dass sich die folgenden Untersuchungen nur auf die Blattstellungen an den vegetativen Sprossen beziehen.

Als morphologisch gegeben betrachtet die mechanische Blattstellungslehre im Sinne Schwendener's bekanntlich nur

1. die relative Grösse der Anlagen, d. h. das Verhältniss derselben zum Umfang des Stammscheitels in der betreffenden Insertionshöhe,
2. die Grössen- und Formverhältnisse der Basis, an welche sich die folgenden Organe anschliessen, sowie
3. bei Seitenachsen ihre ursprüngliche Wachsthumsrichtung, d. h. den Winkel, den der Seitentrieb mit der Hauptachse zu bilden strebt.

---

1) A. B. Frank, Lehrbuch der Botanik, I. Band, Leipzig 1892, S. 411.

2) Karl Schumann, Blüthenmorphologische Studien (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, XX. Band, 1889, S. 349—426).

—, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, Leipzig 1890.

—, Morphologische Studien, Heft I, 1892.

3) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig 1878, S. 107f.

4) Ludwig Koch, Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse (Pringsheim's Jahrbücher, XXV. Band, 1893, S. 380—488).

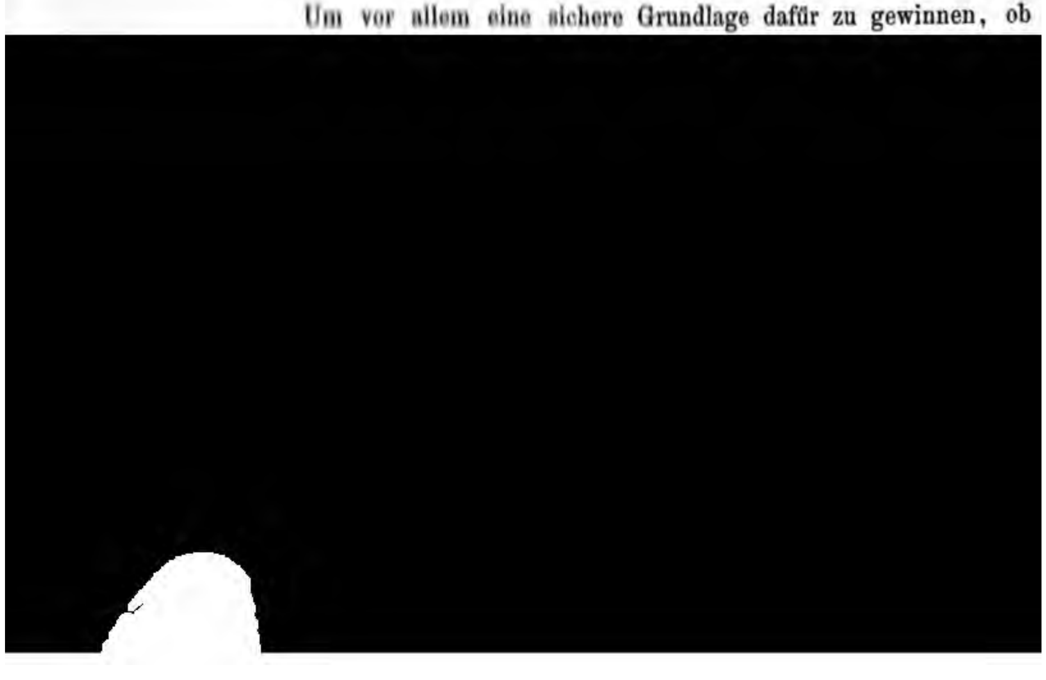
Im Uebrigen wird die Blattstellung nur durch rein mechanische Factoren bedingt, als deren wichtigster das Princip anzusehen ist, dass sich jedes Organ mit Contact an die schon vorhandenen in akropetaler Entwickelungsfolge anschliesst.

Dass einer bestimmten Pflanzenart im Allgemeinen auch eine bestimmte Blattstellungsart zukommt, hat nach dieser Auffassung lediglich darin seinen Grund, dass die bedingenden morphologischen Factoren für ein und dieselbe Species im Allgemeinen die gleichen bleiben, während die Gegner der mechanischen Betrachtungsweise die Blattstellung selbst als eine für jede Art nach den Regeln der Vererbung fixirte Erscheinung ansehen. Hat die mechanische Theorie Recht, so muss in Fällen, in denen einer oder mehrere der grundlegenden Factoren sich ändern, auch eine entsprechende Aenderung in der Anordnung der Blätter eintreten, wohingegen nach der gegnerischen Auffassung auch dann die Pflanze ihre ererbte Blattstellung beibehalten müsste.

Zur Entscheidung dieser Frage erweisen sich besonders die Adventivsprosse als lehrreiche Objecte, und es soll daher zunächst auf diese näher eingegangen werden.

II. Untersuchungen über die Blattstellungen an Adventivsprossen.

Um vor allem eine sichere Grundlage dafür zu gewinnen, ob



Adventivsprosse mehrfach zu variiren und so ihren Einfluss auf die Stellung der ersten Blätter der Knospe experimentell zu ermitteln. Für die so gewonnene Methode erwiesen sich als beste Objecte Salix alba var. vitellina, S. purpurea und Nerium Oleander, auch Salix fragilis, Ficus Carica und Aesculus Hippocastanum waren brauchbar, dagegen blieben die Kulturen bei Salix daphnoides, S. cinerea, S. Caprea, S. Caprea × purpurea, S. aurita und vielen anderen Holzgewächsen ohne Erfolg.

Mein weiteres Untersuchungsmaterial bestand hauptsächlich aus spontanen Adventivknospen und -sprossen, wie sie sich mir während der beiden letzten Sommer in der freien Natur darboten[1]).

Die speciellen Beobachtungen werde ich im Folgenden nach der Blattstellung anordnen, die an den Axillarzweigen als herrschend hervortritt, und da es mir hierbei nicht sowohl auf feine Divergenzunterschiede als vielmehr auf die Kennzeichnung der auffälligeren Stellungstypen ankommt, so stelle ich in Uebereinstimmung mit den Angaben der meisten systematischen Werke unter den zerstreuten Blattstellungen nur die zweizeilige Anordnung den eigentlichen Spiralstellungen, bei den Quirlstellungen nur die zweigliedrig decussirte Anordnung den mehrgliedrigen Quirlstellungen gegenüber. Der bequemeren Vergleichung wegen werde ich bei jeder Pflanze der Besprechung der Adventivknospen eine kurze Angabe der Blattstellungsverhältnisse ihrer Axillarknospen voranschicken.

1. Adventivsprosse an Pflanzen mit spiraliger Blattstellung.

Salix alba var. vitellina.

Die Axillartriebe beginnen bekanntlich bei allen Salicaceen mit zwei lateralen Primordialblättern, die zu einer Scheide verwachsen sind; und zwar ist die Basis dieser Scheide bei Salix alba ebenso, wie ich dies für Salix Caprea bereits in meiner Arbeit über

1) Auch unterstützten mich in dankenswerther Weise durch freundliche Ueberlassung von Material Herr Dr. W. Raatz in Heidelberg sowie die Herren Gymnasiallehrer E. Heine und Dd. phil. E. Jahn in Berlin.

Axillarknospen[1]) beschrieben habe, stets auf der dem Tragblatte zugewendeten Seite bedeutend stärker als auf der Stammseite ausgebildet. Das dritte Blatt fällt dementsprechend nach hinten und ist in seiner seitlichen Abweichung aus der Knospenmediane durch die Asymmetrie des Blattwinkels bedingt, die bei den untersuchten Axillarknospen von Salix alba in einer zum Theil sehr bedeutenden schiefen Insertion des Tragblattes[2]) bestand.

An einem, wie oben erwähnt behandelten Steckling wurden die Axillarknospen durch einen gerade geführten Schnitt in der Weise entfernt, dass, wie es Fig. 1, Taf. XIII veranschaulicht, die Wundfläche eine der Achse des Stecklings parallele Ebene wurde. Es entwickelte sich meistens zu beiden Seiten des Xylemringes des weggeschnittenen Axillartriebes je eine Adventivknospe, deren Wachsthumsrichtung gegen die Achse des Stecklings um ca. 60° geneigt war.

Es mag an dieser Stelle erwähnt werden, dass der Ort des Hervorspiessens der Adventivknospen zu den „schlafenden Augen" in einer gewissen Beziehung zu stehen scheint, die, wie bereits N. J. C. Müller[3]) hervorhebt, erst bei Verletzung des Axillartriebes zur Entwickelung zu kommen pflegen. Es sind dies die zu den Nebenblättern des Tragblattes gehörigen Axillarknospen, die häufig im ersten Jahre noch völlig undifferenzirt bleiben. Ich habe nun zwar stets darauf geachtet, dass der die Axillarknospe entfernende Schnitt so tief geführt wurde, dass auch die schlafenden Augen weggeschnitten wurden, doch mag gerade diese Stelle der Wunde aus histologischen Gründen für die Anlage der Adventivknospe besonders geeignet sein.

An sämmtlichen, aus geraden Schnittflächen hervorspriessenden Adventivknospen stand das erste Blatt nach unten, wie dies der Wachsthumsrichtung derselben nach mechanischen Principien durchaus entspricht. Ebenso leicht erklärt es sich, dass das zweite Blatt stets nach oben fiel. Dazu kam gewöhnlich eine seitliche Verschiebung, deren mechanische Bedingung jedoch nicht immer klar über-

---

1) A. Weisse, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen (Flora oder allgem. botan. Ztg., 72. Jahrg. 1889), S. 128 f.

2) Bezüglich des Einflusses der schiefen Insertion des Tragblattes auf die Blattstellung an Axillarknospen verweise ich auf meine citirte Arbeit, S. 123.

3) N. J. C. Müller, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Baumkrone (Botanische Untersuchungen, I. Band, Heidelberg 1877), S. 499 f.

sehen werden konnte, wie dies bei so geringen Druckunterschieden, um die es sich hier handelt, ja als selbstverständlich angesehen werden kann. Doch scheinen nach Beobachtungen, die an extremen Fällen gemacht wurden, als bedingende Factoren einmal eine auch seitlich schiefe Wachsthumsrichtung der Adventivknospe, zweitens Unebenheiten der Wunde wirksam zu sein, welche sich bei der Bildung des Wundparenchyms naturgemäss ergeben. Als Beispiel ist in Fig. 2, Taf. XIII der Querschnitt durch eine Adventivknospe gezeichnet, die an der linken Seite einer Wundfläche hervorspross und rechts an eine wulstartige Erhebung derselben grenzte. Die Blätter 0 und 1 sind hier deutlich nach links verschoben, Blatt 2 fällt nach rechts-unten, Blatt 3 ungefähr nach links u. s. w., so dass hier sogleich von Anfang an eine rechtsläufige Spiralstellung mit allerdings zum Theil noch sehr verschiedenen Divergenzwinkeln zu Stande kam.

An anderen Stecklingen wurden die Axillarknospen durch zwei convergirende Schnitte entfernt, wie dies die Fig. 3 u. 4, Taf. XIII zur Darstellung bringen. Die ersten Blätter der Adventivknospen, die sich wieder links und rechts auf der Wundfläche bildeten, standen sämmtlich transversal, wie dies der Gestalt der Basis vollkommen entspricht. Meistens waren sie in ungefähr gleicher Höhe inserirt, so dass nur die Deckung der Ränder für die Numerirung in Betracht gezogen werden konnte. Das dritte Blatt fiel bald nach oben, bald nach unten, und zwar erwies sich seine Stellung, wie extreme Fälle lehrten, davon abhängig, welcher der Operationsschnitte mit der Wachsthumsrichtung den grösseren Winkel bildete. War, wie in Fig. 3, Taf. XIII angedeutet, der Winkel zwischen dem oberen Schnitt und der Achsenrichtung der Adventivknospe der grössere, so wurde das dritte Blatt auf der Oberseite angelegt, im entgegengesetzten Falle, wie ihn Fig. 4, Taf. XIII zur Anschauung bringt, kam dagegen das dritte Blatt auf die untere Seite zu stehen. Daneben zeigte das dritte Blatt gewöhnlich noch eine seitliche Verschiebung, für die wohl dieselben Momente, wie bei den an geraden Schnittflächen angelegten Adventivknospen, geltend sein mögen. Es ergab sich so im Einzelnen eine mannigfache Anordnung der folgenden Blätter, die bald sogleich zu einer Spiralstellung führte, bald zuerst eine unregelmässige Stellung bedingte, welche dann erst später, ähnlich wie dies bekanntlich an Sämlingsachsen oft zu beobachten ist,

in eine Spiralstellung überging. Von einigem Interesse war die Blattstellung an einem Adventivspross, der aus einer, entsprechend Fig. 3, Taf. XIII, erzeugten Wundfläche hervorwuchs. Auf die beiden transversal gestellten Blätter 0 und 1 folgten in einem dreigliedrigen Quirl die Blätter 2, 3 und 4 derart, dass nach der Seite des grösseren Winkels zwischen der oberen Schnittfläche und der Wachsthumsrichtung der Knospe zwei Blätter des Quirls zu stehen kamen, während das dritte Blatt nach unten fiel. Mit diesem Quirl standen zwei weitere dreigliedrige Quirle in regelmässiger Alternanz, doch zeigten bereits die Blätter 8, 9 und 10 eine verschiedene Insertionshöhe und leiteten zu einer rechtsläufigen Spiralstellung über.

Salix fragilis.

Die Blattstellung an den Axillarknospen entspricht völlig der von Salix alba, nur ist hier die seitliche Verschiebung des dritten Blattes der Knospe dadurch bedingt, dass das Tragblatt neben einer schiefen Insertion auch seitlich gegen die durch Stamm und Knospe gelegte Mediane verschoben ist[1]).

Die Wachsthumsrichtung der Adventivknospen bildete hier mit der Achsenrichtung des Stammes einen nahezu rechten Winkel. Es gelang mir daher an einem Steckling dadurch, dass ich die Axillartriebe durch einen schief geführten Schnitt in der Weise fortoperirte, dass der Grund des Tragblattes als Widerlager stehen blieb (vergl. Fig. 5, Taf. XIII), Wundflächen herzustellen, an denen für einen senkrecht hervorspriessenden Adventivtrieb die Stelle des geringsten Widerstandes offenbar nach oben fallen musste. In der That entwickelten sich auch an den zwei aus einer so gestalteten Wundfläche rechts und links von dem Xylemring des fortgeschnittenen Axillartriebs hervorgewachsenen Adventivsprossen die ersten Blätter auf der Oberseite. Die zweiten Blätter fielen dann naturgemäss nach unten, und zwar waren sie, der ein wenig nach aussen gerichteten Wachsthumsrichtung der Sprosse entsprechend, nach der Innenseite der Wundfläche zu verschoben, die dritten Blätter waren dann nach

---

1) Der Zusammenhang zwischen der seitlichen Verschiebung des Tragblattes und der Stellung des dritten Blattes der Knospe wird von Schwendener a. a. O., S. 101 erörtert.

aussen gerichtet, und es kam so für die rechts stehende Knospe eine linksläufige Spiralstellung mit zum Theil noch schwankenden Divergenzen zu Stande.

An einem anderen der Axillartriebe beraubten Steckling war aus der unverletzten Rinde eine Adventivknospe hervorgebrochen, deren Wachsthumsrichtung gleichfalls einen nahezu rechten Winkel mit der Stammachse bildete. Da der Steckling nur ca. 8 mm Durchmesser hatte, so war seine cylindrische Krümmung jedenfalls beträchtlich genug, um der Adventivknospe früher seitlich als oben oder unten den zur Anlage von Seitenorganen nöthigen Spielraum zu gewähren, und es war somit die transversale Stellung der beiden ersten Blätter durchaus naturgemäss. Das dritte Blatt fiel nach rechts-unten, gleichfalls in völliger Uebereinstimmung mit der deutlich mehr nach links neigenden Wachsthumsrichtung der Adventivknospe. Auch das nach oben fallende vierte und nach links-unten fallende fünfte Blatt entsprach in seiner Stellung durchaus den wahrscheinlichen Druckverhältnissen. Die folgenden Blätter schlossen sich sodann in linksläufiger Spirale an.

Ficus Carica.

Der Feigenbaum gehört zu den Gewächsen, bei denen das auf die transversalen Vorblätter folgende dritte Blatt der Axillarknospe bald dem Stamme, bald dem Tragblatte zugekehrt ist. Für die seitliche Abweichung desselben fand ich die laterale Verschiebung des Tragblattes als maassgebend.

Ein Steckling, dem in derselben Weise wie den Weidenstecklingen die Axillartriebe fortgeschnitten waren, entwickelte an einer durch zwei convergirende Schnitte (vergl. Fig. 3, Taf. XIII) hergestellten Wundfläche ziemlich in der Mitte eine Adventivknospe, deren erste Blätter transversal gestellt waren. Das dritte Blatt fiel nach oben, das vierte nach unten, beide ein wenig nach links verschoben; die folgenden Blätter setzten die so begonnene linksläufige Spirale mit Anfangs noch unregelmässigen Divergenzen fort. Es entspricht auch hier die Stellung der ersten Blätter durchaus der Form der Wundfläche. Die Momente, welche die Stellung der übrigen Blätter bedingten, liessen sich nicht mit genügender Sicherheit übersehen.

Euphorbia Cyparissias.

Die Axillartriebe beginnen mit zwei lateralen Vorblättern, das dritte Blatt steht, wie bei den meisten Euphorbien, gewöhnlich dem Stamme zugewandt[1]).

Schon Röper[2]) macht darauf aufmerksam, dass an den Wurzeln und dem hypokotylen Gliede vieler Euphorbien sich häufig Adventivknospen entwickeln. Ihre ersten Blätter stehen, wie bereits Irmisch[3]) erwähnt, vorwiegend nach unten und oben; die folgenden Blätter ordnen sich dann an den verschiedenen Knospen in sehr verschiedener Weise. Wenn auch die bedingenden Factoren sich nicht jedesmal deutlich übersehen liessen, so führte doch das Studium extremer Fälle und der Vergleich mit analogen Vorkommnissen bei anderen Pflanzen zu der Ueberzeugung, dass auch hier die Blattstellung nur von mechanischen Momenten abhänge. Was zunächst die Stellung der ersten Blätter betrifft, so könnte man bei der cylindrischen Gestalt der oft ziemlich dünnen Mutterorgane wohl vermuthen, dass dieselben auch hier, ähnlich wie bei den oben beschriebenen Adventivknospen von Salix fragilis, transversal gestellt sein müssten. Jedoch spriesst hier einerseits die Knospe unter einem spitzeren Winkel hervor, andererseits kommt bei der ausserordentlichen Kleinheit der jugendlichen Adventivknospen von Euphorbia die cylindrische Krümmung des Mutterorgans kaum in Betracht. Haben wir aber die Basis als relativ eben aufzufassen, so muss, wie dies auch die an Salix alba ausgeführten Experimente bestätigen, bei einem schräg nach oben wachsenden Spross das erste Blatt stets nach unten fallen. Tritt die Adventivknospe seitlich schräg aus dem Mutterorgan hervor, so erscheint das erste Blatt in jedem Falle nach der freieren Seite zu verschoben. So kann man sich z. B. leicht davon überzeugen, dass an einer sanft geneigten, kriechenden Wurzel, an welcher vorzüglich an der dorsalen Seite Adventivknospen hervorspriessen, stets die mehr an der linken Flanke stehenden Knospen, ihrer negativ geotropischen Wachsthumsrichtung entsprechend, ihre ersten Blätter links-unten und links-oben, dagegen

1) Vergl. meine oben citirte Arbeit, S. 127.

2) Röper, Enumeratio Euphorbiarum (1824), S. 19.

3) Thilo Irmisch, Ueber die Keimung und die Erneuerungsweise etc. bei krautartigen phanerogamen Pflanzen (Botan. Zeitung, XV. Jahrg. 1857, S. 470).

die mehr an der rechten Flanke hervorbrechenden Knospen die ersten Blätter rechts-unten und rechts-oben anlegen. Das dritte Blatt kommt im ersteren Falle im Allgemeinen nach rechts, im letzteren Falle nach links zu stehen, und es ergiebt sich so für die an der linken Flanke angelegten Knospen eine rechtsläufige Spiralstellung der Blätter und umgekehrt.

Linum rubrum.

Die Axillarknospen zeigen hier das für Dikotylen gewöhnliche Verhalten, dass auf die beiden lateralen Vorblätter ein dem Tragblatte zugekehrtes Blatt folgt. An den entwickelten Zweigen stehen die Blätter meistens nach der Divergenz $\frac{2}{5}$.

An den Sämlingen dieser Pflanze traten an dem hypokotylen Gliede mehrfach Adventivsprosse auf, deren erste Blätter auch hier, der Wachsthumsrichtung und relativen Kleinheit der jugendlichen Knospen entsprechend, nach unten und oben fielen. Daneben war das zweite Blatt gewöhnlich mehr oder weniger seitlich verschoben, und es schlossen sich dann die übrigen Blätter meistens sogleich in Spiralstellungen, bisweilen aber auch in Anfangs unregelmässiger Anordnung an. In zwei Fällen beobachtete ich, dass auf die ziemlich genau median stehenden ersten Blätter ein transversal gestelltes Blattpaar folgte, auf das sich dann die übrigen Blätter in regelmässig decussirter Stellung aufbauten.

2. Adventivsprosse an Pflanzen mit zweizeiliger Blattstellung.

Corylus Avellana und *Colurna.*

Es ist bereits von Döll[1]) hervorgehoben worden, dass bei Corylus ebenso wie bei Castanea, Carpinus, Celtis, Ulmus, Fagus und verwandten Gattungen die Blätter an den primären Achsen spiralig (oder in selteneren Fällen auch decussirt), dagegen

1) J. Ch. Döll, Flora des Grossherzogthums Baden, II. Band, Karlsruhe 1859, S. 537.

an den Axillarzweigen zweizeilig angeordnet sind. Die beiden lateralen Vorblätter der Axillarknospen sind bei der Haselnuss noch völlig undifferenzirte Schuppenblätter, das dritte Blatt, welches natürlich auch transversal gestellt ist, hat vorwiegend die beiden Nebenblätter entwickelt, während das vierte Blatt auch die Spreite in schon normaler Weise ausbildet. Stets wird das Hauptblatt von den Rändern der Nebenblätter eingeschlossen, und es kann als Regel angesehen werden, dass „die hintere Nebenblatthälfte die vordere deckt"[1]). Ob das dritte Blatt nach rechts oder links fällt, hängt von den durch asymmetrische Ausbildung des Blattwinkels bedingten Druckverschiedenheiten ab, und zwar trat hier eine oft sehr beträchtliche seitliche Verschiebung des Tragblattes als wirksamer Factor hervor. Der Winkel zwischen der durch Stamm und Tragblatt und der durch Stamm und Knospe gelegten Mediane betrug nach meinen Messungen in extremen Fällen bis zu 15 und 16°.

Die untersuchten Adventivsprosse von C. Colurna hatten sich an einem älteren Stamm entwickelt, und da sie hier zuerst die mannigfach zerklüftete Rinde zu durchbrechen hatten, so mussten die für die Stellung der ersten Blätter maassgebenden Druckverhältnisse sich bei ihnen natürlich sehr verschiedenartig gestalten. Ich fand dementsprechend das erste Blatt bald unten, bald seitlich stehend, und auch die Stellung der folgenden Blätter zeigte grosse Verschiedenheiten. Es resultirte aber in allen beobachteten Fällen bald eine mehr oder weniger regelmässige Spiralstellung, meistens mit der Divergenz $\frac{1}{3}$, aber auch $\frac{2}{5}$, dagegen niemals eine zweizeilige Anordnung.

An Adventivknospen, die jüngeren Stämmen von C. Avellana entsprossen, deren Rinde noch verhältnissmässig glatt war, fiel das erste Blatt stets nach unten, während die beiden folgenden Blätter meistens seitlich oben zu stehen kamen. Bei dem relativ spitzen Winkel, den die Adventivsprosse hier mit dem Stamme bildeten, entspricht diese Anordnung durchaus den mechanischen Anforderungen, und es kann daher nicht überraschen, diese Stellung der ersten Blätter bei der grossen Mehrzahl von Adventivknospen an den verschiedensten Holzgewächsen wiederzufinden. Auch hier kommt

---

1) Döll, a. a. O., S. 539.

bei den Adventivsprossen, wie dies übrigens bereits Hofmeister[1]) angiebt, vorwiegend die dreizeilige Blattstellung zu Stande.

Die drei ersten Blätter der Adventivknospen beider Arten sind gewöhnlich noch wenig differenzirte Schuppenblätter, während vom vierten an die Blätter in normaler Weise ausgebildet werden. Meistens findet, sobald es zu einer Spiralstellung gekommen, die Deckung der Nebenblatthälften im Sinne der Wendung der Spirale statt.

Castanea vesca.

Die Blattstellungsverhältnisse entsprechen im Allgemeinen denen von Corylus. Auch hier beginnen die Axillartriebe mit zwei lateral gestellten Schuppenblättern, doch ist bereits ihr drittes Blatt regelmässig in Hauptblatt und Nebenblätter gegliedert. Die Deckung der Nebenblatthälften in der Knospenlage lässt hier keine durchgreifende Regel erkennen.

An Adventivsprossen findet sich nach Hofmeister[2]) gewöhnlich die $\frac{2}{5}$-Stellung. Ich kann dies bestätigen, doch fehlt es mir bezüglich der Anordnung der ersten Blätter an Beobachtungen, da mir nur ältere Adventivsprosse dieses Baumes zu Gesicht gekommen sind, die hierüber keinen sicheren Aufschluss mehr geben konnten.

Begonia Rex.

Die beiden ersten Blätter der Axillarknospen sind undifferenzirte Schuppenblätter, während die übrigen Blätter sich in ein Hauptblatt und zwei von ihm gedeckte Nebenblätter gliedern. Sämmtliche Blätter stehen lateral in zweizeiliger Anordnung.

Die Gireoudia-artigen Begonien werden bekanntlich[3]) von den Gärtnern hauptsächlich durch sogenannte Blattstecklinge vermehrt. Zu diesem Zwecke werden ältere Blätter mit ihren Stielen derart in feuchten, warmen Sand gesteckt, dass die ganze Unterseite

1) Wilh. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse (Handbuch der physiologischen Botanik, I. Band, 2. Abtheilung, Leipzig 1868, S. 609).

2) Hofmeister, a. a. O., S. 608 und Fig. 185.

3) Fr. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern, entwickelungsgeschichtlich verfolgt (Jenaische Zeitschrift für Medic. u. Naturw., Band X, 1876, S. 447—492).

ihrer Spreite auf den Boden zu liegen kommt. Meistens werden dann noch an einigen Stellen die Adern unterhalb von Verzweigungsstellen durchschnitten. Es spriessen alsdann nach einiger Zeit sowohl an dem Blattstiel, am Grunde der Spreite, als auch an den Adern, meistens dicht oberhalb der Schnittwunden, Adventivknospen hervor, die gleichzeitig Adventivwurzeln in den Boden entsenden und so bald zu jungen selbstständigen Pflanzen heranwachsen. Ihre beiden ersten Blätter bleiben gewöhnlich schuppenförmig, dagegen ist das dritte Blatt bereits in normaler Weise gegliedert und umfasst mit seiner Basis, wie dies noch mehr für die folgenden Blätter gilt, mehr als die Hälfte des Stengels. Es stimmt hiermit, wie an anderer Stelle noch näher begründet werden soll, völlig überein, dass spätestens von dem vierten Blatte an eine regelmässig zweizeilige Blattanordnung hervortritt. Bezüglich der Stellung der ersten Blätter ist zu bemerken, dass an den auf den Adern angelegten Knospen dieselben in verschiedener Weise orientirt sein können, obgleich mir eine zum Aderverlauf transversale Stellung vorzuherrschen scheint. Auch an den Knospen, welche dem Stengel entspriessen, stehen die ersten Blätter vorwiegend seitlich, wie dies bei seiner relativ starken cylindrischen Krümmung auch zu erwarten ist; jedoch entziehen sich die besonderen, die jeweilige Stellung bedingenden kleinen Druckdifferenzen einer sicheren Abschätzung.

3. Adventivsprosse an Pflanzen mit decussirter Blattstellung.

Salix purpurea.

Die Purpurweide ist bekanntlich unter allen deutschen Weidenarten die einzige, deren Blätter der Regel nach decussirt stehen. Auf die beiden zu einer scheidenartigen Schuppe verwachsenen Primordialblätter folgen hier, wie schon Döll[1]) angiebt, nochmals zwei lateral gestellte Blätter, und erst das fünfte und sechste Blatt nimmt eine mediane Stellung ein. Die weiteren Blätter schliessen sich dann in regelmässiger Decussation an.

---

1) Döll, Flora d. Grossherzogth. Baden, II. Band, S. 486, Anm. 2.

An Stecklingen, denen ich durch gerade Schnitte die Axillartriebe fortgeschnitten hatte, entwickelten sich an den Wundflächen, ganz analog wie bei Salix alba, meistens rechts und links von dem Xylemring des entfernten Axillarsprosses zahlreiche Adventivtriebe, an denen, gleichfalls in völliger Uebereinstimmung mit den an S. alba gemachten Beobachtungen, das erste Blatt stets nach unten fiel. Das zweite Blatt war auch hier gewöhnlich nach oben gerichtet, nur in einem Falle schlossen sich zwei in fast gleicher Höhe inserirte Blätter in seitlicher Stellung an, auf die dann erst ein nach oben gewandtes Blatt folgte. Die Stellung der übrigen Blätter war bei den einzelnen Sprossen sehr mannigfach und zumeist an der Basis noch ziemlich unregelmässig, doch resultirte in allen beobachteten Fällen eine spiralige Anordnung mit meist gewöhnlichen Divergenzen.

Aesculus Hippocastanum.

Die Axillarknospen der Rosskastanie und aller übrigen noch von mir untersuchten Pflanzen mit decussirter Blattstellung haben nach den transversalen Primordialblättern sogleich ein median gestelltes Blattpaar, an das sich dann die übrigen Blätter in regelmässiger Alternation anschliessen.

An einem der Axillartriebe beraubten Steckling waren an einer durch einen geraden Schnitt hergestellten Wundfläche oberhalb des Xylemringes zwei Adventivknospen hervorgesprossen. Das erste Blatt stand auch bei ihnen nach unten und zwar an beiden Knospen ein wenig nach der Aussenseite verschoben; das zweite Blatt war in beiden Fällen nach oben gerichtet. Es folgten alsdann zwei im Allgemeinen transversal gestellte Blätter, an die dann bei der rechts stehenden Knospe die übrigen Blätter in spiraliger Anordnung mit allerdings noch sehr schwankenden Divergenzen anschlossen, während bei der links stehenden Knospe sich die folgenden Blätter mehr paarweise ordneten, ohne jedoch eine streng decussirte Stellung zu erreichen.

Auch an Adventivtrieben, die aus Wurzeln von Aesculus hervorgesprossen, zeigte sich die Stellung des ersten Blattes durchaus von mechanischen Verhältnissen abhängig, indem dasselbe stets in die Richtung fiel, nach welcher die Achse des Adventivsprosses mit

der Oberfläche der Wurzel den grössten Winkel bildete. Das zweite Blatt stand im Allgemeinen dem ersten gegenüber, die folgenden ordneten sich im Einzelnen in sehr verschiedener Weise, ebenso war die resultirende Blattstellung bald eine spiralige mit mehr oder weniger unregelmässigen Divergenzen, bald eine decussirte.

Fraxinus excelsior.

Mehrfach beobachtete ich an Adventivtrieben, die älteren Stämmen entsprossen, eine ziemlich regelmässig spiralige oder dreigliedrig quirlige Anordnung der Blätter. Auch hier fand ich das erste Blatt, dem schräg nach oben gerichteten Wachsthum der Knospe entsprechend, stets nach unten gewandt, während die beiden folgenden Blätter seitlich-oben zu stehen kamen. Letztere waren besonders an kräftigeren Trieben in fast gleicher Höhe inserirt, und es schlossen sich dann die übrigen Blätter sogleich in alternirenden dreigliedrigen Quirlen an. Bei weniger kräftigen Sprossen machten sich dagegen seitliche Druckunterschiede mehr geltend, und es kam so nach meistens Anfangs noch unregelmässiger Anordnung gewöhnlich bald zu einer ziemlich gleichmässig fortschreitenden Spiralstellung der Blätter.

Acer dasycarpum.

Die beobachteten Adventivsprosse zeigten in vielen Fällen eine sehr regelmässige Anordnung der Blätter in dreigliedrigen Quirlen, und zwar war der erste Quirl wiederum stets so orientirt, dass das unpaare Blatt nach unten fiel. An einem Spross fand ich auch nach Anfangs unregelmässiger Stellung den Uebergang zu spiraliger Blattanordnung.

Sambucus nigra.

Auch an Holunderstämmen treten bisweilen Adventivsprosse mit dreigliedrigen Blattquirlen auf. Für die Stellung der ersten Blätter gilt das bei Acer Gesagte.

Syringa vulgaris.

An Fliedersträuchern beobachtete ich gleichfalls mehrfach Adventivtriebe mit dreigliedrig quirliger Blattanordnung sowie in

einigen Fällen auch Adventivsprosse mit spiralig gestellten Blättern. Das erste Blatt war wiederum stets nach unten gerichtet, und auch die Stellung der übrigen Blätter stimmt im Allgemeinen mit der von Fraxinus überein. Eines besonders extremen Falles mag noch in Kürze gedacht werden. Einem etwa um 30° gegen den Horizont geneigten älteren Zweige war auf der Oberseite näher der linken Flanke ein Adventivtrieb entsprossen, der seinerseits in verticaler Richtung emporstrebte. Es war so offenbar die linke Seite die freiere, und es musste daher in ganz analoger Weise, wie dies schon für Euphorbia Cyparissias entwickelt ist, zu einer rechtsläufigen Spiralstellung kommen, die in dem gedachten Falle sehr regelmässig nach der Divergenz $\frac{2}{5}$ fortschritt.

Philadelphus coronarius.

Nicht selten finden sich auch an dem unechten Jasmin Adventivtriebe mit dreigliedrigen Blattquirlen. Das unpaare Blatt des ersten Quirls ist auch an diesen stets nach unten gerichtet.

Euphorbia Lathyris.

An Adventivknospen, die sich an dem hypokotylen Gliede etwa vier Monate alter Pflanzen entwickelt hatten, stand das erste Blatt ebenso, wie dies schon für E. Cyparissias hervorgehoben ist, stets nach unten, und auch das zweite Blatt kam hier im Allgemeinen nach oben zu stehen. Waren keine seitlichen Druckunterschiede wirksam, so folgte auf die beiden ersten Blätter ein transversal gestelltes Blattpaar, und die übrigen Blätter ordneten sich in regelmässiger Alternation. Meistens trat aber schon eine seitliche Verschiebung des zweiten Blattes hervor, und es kam dann naturgemäss eine mehr oder weniger regelmässige Spiralstellung zu Stande. Die mechanischen Momente, welche die seitliche Abweichung des zweiten Blattes bedingten, liessen sich zwar nicht immer mit Sicherheit übersehen, jedoch machten es die an extremen Fällen gewonnenen Beobachtungen wahrscheinlich, dass hierbei die Wachsthumsrichtung der Knospe von besonderem Einfluss ist.

Bryophyllum calycinum.

In den Kerbwinkeln des Blattrandes dieser Pflanze entstehen bekanntlich häufig Adventivknospen, deren Blätter im Allgemeinen eine decussirte Anordnung zeigen. Die beiden ersten Blätter stehen, der Gestalt der Kerbe entsprechend, derart, dass ihre Mediane auf der Blattfläche senkrecht steht; und zwar sind sie gewöhnlich nicht in gleicher Höhe inserirt, sondern das der Unterseite zugekehrte Blatt erweist sich als das erstere. Hierauf hat bereits Hermann Berge[1]) aufmerksam gemacht und, wie ich glaube, auch die mechanische Ursache dieser Stellung richtig erkannt. Nach seinen Untersuchungen bricht „das erst angelegte der Primordialblätter an einer Stelle des Mutterorgans hervor, wo ihm die Entstehung am wenigsten erschwert sein dürfte. Denn indem am jungen Mutterblatt sich das Bildungsgewebe am kräftigsten nach dessen Unterseite entwickelt, tritt es hier am meisten am Blattrande hervor, und es stellen sich meistens an der oberen Blattfläche wie auch seitlich der Blattentwickelung grössere Hindernisse entgegen, als dies an der unteren Blattfläche der Fall ist. Ausser diesen von der Gestalt der Kerbe abgeleiteten Verhältnissen lässt sich für den Ort der Anlage des ersten Primordialblattes auch noch die verschiedenartige Beschaffenheit der an den beiden Blattflächen dem Bildungsgewebe angrenzenden Zellen geltend machen".

4. Adventivsprosse an Pflanzen mit mehrgliedrigen Blattquirlen.

Nerium Oleander.

Die Axillarknospen des Oleander besitzen bekanntlich zwei laterale Primordialblätter, denen ein dreigliedriger Quirl in der Anordnung folgt, dass das unpaare Blatt dem Tragblatte zugewendet ist[2]).

An einem Steckling, den ich, nachdem er sich genügend bewurzelt, durch verschieden geführte Schnitte der Axillarknospen

---

1) Hermann Berge, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Bryophyllum calycinum, Zürich 1877, S. 20.

2) Vergl. Schwendener, Mech. Theorie d. Blattstellungen, S. 102.

beraubt hatte, entwickelten sich zwei Adventivsprosse, von denen der eine an einer ebenen, der Axe des Stecklings parallelen Wundfläche oberhalb des Xylemrings der fortgeschnittenen Axillarknospe hervorbrach. Sein erstes Blatt stand, dem schräg nach oben gerichteten Wachsthum des Triebes entsprechend, nach unten und zwar ein wenig nach rechts verschoben; auf dasselbe folgten zwei weitere, nach links- und rechts-oben gewendete Schuppenblätter, und diesen schlossen sich die Laubblätter in regelmässig alternirenden, dreigliedrigen Quirlen an. Der andere Adventivtrieb war einer durch zwei convergirende Schnitte hergestellten Wundfläche entsprossen und begann mit zwei lateralen Schuppenblättern, auf die, ähnlich wie an Axillarzweigen, ein dreigliedriger Quirl von Laubblättern folgte, dessen unpaares Blatt nach unten fiel.

Leider standen mir für Pflanzen mit mehrgliedrig quirliger Blattstellung keine weiteren Beispiele von Adventivsprossen zur Untersuchung zu Gebote. Doch glaube ich, da die Stellung der ersten Blätter der beiden untersuchten Triebe durchaus den schon mehrfach an anderen Pflanzen beobachteten mechanischen Bedingungen entspricht, auch für sie die allgemeine Giltigkeit dieser Beziehung annehmen zu dürfen.

Es mag hier noch die Besprechung der Blattstellung an einigen Axillarzweigen des Oleander Raum finden, welche unter besonders extremen Bedingungen angelegt waren.

An einer Oleanderpflanze, die längere Zeit hindurch sehr trocken gehalten war, so dass sie die meisten Blätter verloren hatte, entwickelten sich, nachdem sie wieder unter den gewöhnlichen Kulturverhältnissen gezogen wurde, Axillarsprosse mit zum grössten Theil zweigliedrig decussirter Blattstellung. Bei fortgesetzter Pflege zeigte es sich, dass an mehreren dieser Triebe die Blattpaare durch verschiedene Zwischenglieder in dreigliedrige Quirle übergingen. Es war in diesen Fällen dann stets eine sehr deutliche Dickenzunahme der Achse bemerkbar, und es wird hierdurch höchst wahrscheinlich, dass die veränderte Stellung nur in dem veränderten Grössenverhältniss der Blattanlagen zum Stengelumfang begründet war.

Ein in Wasser angetriebener Steckling hatte unterhalb einer zufällig verletzten Axillarknospe eine Beiknospe entwickelt, deren Vorblätter in normaler Weise transversal gestellt waren. Auf sie folgte in medianer Lage je ein durch Verwachsung von je zwei

Blättern entstandenes Doppelblatt; und zwar war das etwas kleinere, nach unten fallende auf der rechten Seite bedeutend schwächer entwickelt, während das nach oben gerichtete grössere Doppelblatt aus zwei ziemlich gleich starken Blättern verwachsen schien, obgleich auch bei ihm ein Zurückbleiben der zur linken Blatthälfte gehörigen Axillarknospe auf eine geringere Stärke des nach der rechten Seite der Knospe gekehrten Theiles schliessen liess. Das nächste Blatt fiel, in völliger Uebereinstimmung mit der so geschaffenen Basis, nach rechts-unten, und es folgten dann die übrigen Blätter in rechtsläufiger Spirale mit ziemlich regelmässigen Divergenzen.

Einen zweiten Beispross beobachtete ich an einem geköpften Exemplar von Nerium unterhalb eines schon etwa ein Jahr alten Axillarsprosses. Seine Primordialblätter, die gleichfalls im Allgemeinen transversal standen, zeichneten sich durch sehr auffallende schiefe Insertion aus, indem das linke Vorblatt sehr bedeutend von rechts-unten nach links-oben, das rechte etwas weniger stark von links-unten nach rechts-oben schief inserirt war. Die übrigen Blätter folgten in ziemlich regelmässiger zweigliedriger Decussation, nur erschienen die Blätter der ersten lateral gestellten Paare ein wenig nach unten genähert. Die auffallend schief inserirten Primordialblätter mussten nun aber, wie ich vermuthete, auf die Blattstellung der zu ihnen gehörigen Axillarknospen in deutlicher Weise einwirken. Die Untersuchung bestätigte durchaus meine Vermuthung. Die in der Achsel des linken Vorblattes entwickelte Axillarknospe zweiter Ordnung begann, wie dies beim Oleander die Regel ist, mit zwei ein wenig dem Tragblatt genäherten lateralen Primordialblättern; das dritte Blatt fiel nach hinten, das vierte nach vorn, beide, in Uebereinstimmung mit der Richtung der beobachteten schiefen Insertion des Tragblattes, nach rechts verschoben. Es folgten dann das fünfte Blatt nach links, das sechste nach rechtshinten gewendet u. s. w., so dass also eine ziemlich regelmässige rechtsläufige Spirale zu Stande kam. In ganz analoger Weise fiel bei der zum rechten Vorblatt des Beisprosses gehörigen Axillarknospe das dritte Blatt nach hinten und links, das vierte Blatt nach vorn, das fünfte nach rechts-hinten, das sechste nach links u. s. w. in linksläufiger Spiralstellung. Es trat somit in beiden Knospen eine Blattstellung ein, die durchaus den durch die schiefe Insertion des Tragblattes bedingten mechanischen Verhältnissen des Blattwinkels entsprach.

III. Ueber das Zustandekommen der verschiedenen Blattstellungstypen.

Die im vorigen Capitel mitgetheilten Beobachtungen an Adventivsprossen beweisen auf das Bestimmteste, dass die Anordnung der ersten Blätter an ihnen durchaus von mechanischen Factoren abhängig ist. Auch zeigen dieselben, dass an den Adventivsprossen keineswegs nothwendig oder auch nur gewöhnlich derjenige Blattstellungstypus zu Stande kommt, der an den Axillarzweigen der betreffenden Pflanzen der herrschende ist, wie dies nach der gegnerischen Auffassung, nach welcher die Blattstellung für jede Species eine durch Vererbung fixirte Erscheinung sei, doch zu erwarten wäre. Es scheint mir somit die Annahme wohl begründet zu sein, dass auch die an den normalen Achsen auftretenden Blattstellungstypen von rein mechanischen Factoren bedingt seien. Diese näher zu ermitteln, wird im Folgenden der Versuch gemacht.

1. Die spiralige Blattstellung.

Die Anhänger der von Carl Schimper und Alexander Braun begründeten „Spiraltheorie" sehen in den spiraligen Anordnungen der Blätter nur den Ausdruck des schraubenlinig fortschreitenden Wachsthums der Pflanzen, das hier in einfachster Weise zur Verwirklichung kommt. Im Gegensatz hierzu leugnet die „mechanische" Auffassung durchaus die Existenz einer genetischen Spirale, und beweisen die in diesem Sinne ausgeführten Untersuchungen, dass das Zustandekommen spiraliger Blattstellungen stets eine rein mechanische Folge von Asymmetrien ist, die entweder schon in der gegebenen Basis der betreffenden Achse vorhanden sind oder in ihrer weiteren Entwickelung hervortreten. Die Richtigkeit dieser Behauptung sowie eine Antwort auf die Frage, welcher Art die asymmetrischen Bildungen sein können, ergiebt sich für die Sämlingsachsen und Axillarzweige aus den Untersuchungen von Schwendener[1]) und Rosen-

---

1) S. Schwendener, Mechan. Th. d. Blattst., S. 98 f.
—, Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von Pinus (Verh. d. botan. Ver. d. Prov. Brandenburg, Sitzg. v. 27. Juni 1879).

plenter[1]) sowie aus meinen früheren Arbeiten über diesen Gegenstand[2]), und auch für die Adventivsprosse scheinen mir die im vorigen Capitel mitgetheilten Thatsachen durchaus diese Annahme zu bestätigen. Die weitere Frage, welches der Grund für diese asymmetrischen Bildungen sei, lässt sich nicht allgemein beantworten; gewisse Asymmetrien zeigen sich von der Blattstellung des Muttersprosses abhängig; in den meisten Fällen aber haben wir es wohl mit mehr oder weniger zufälligen Unregelmässigkeiten zu thun, wie sie an organischen Körpern ja bis zu einem gewissen Grade stets zu beobachten sind.

Ist so das Vorhandensein von Asymmetrien als eine nothwendige Bedingung für das Zustandekommen von Spiralstellungen erkannt, so soll damit doch nicht behauptet werden, dass diese Bedingung für sich allein auch hinreichend sei, eine schraubenlinige Anordnung der Blätter hervorzubringen. Als ein weiterer Factor kommt vielmehr noch die Art der Ausgestaltung der jugendlichen Blätter hinzu, ein Factor, dessen Wichtigkeit erst dann klar einleuchten wird, wenn seine Bedeutung für das Zustandekommen der übrigen Blattstellungstypen erkannt ist. Ich will daher an dieser Stelle nur kurz hervorheben, dass im Allgemeinen das Dicken- und Breitenwachsthum der jugendlichen Blattbasis nicht ein gewisses Maass überschreiten darf, wenn eine spiralige Anordnung resultiren soll.

Vergegenwärtigen wir uns, wie mannigfach die genannten Bedingungen variiren können, so drängt sich hier die Frage auf, wie es kommt, dass gerade gewisse Stellungsverhältnisse in der Natur sich so häufig realisirt finden, während andere mathematisch ebenso wahrscheinliche Divergenzen nur äusserst selten oder gar nicht zu beobachten sind. Bekanntlich ist diese Frage schon mehrfach Gegenstand der Erörterung gewesen, doch ist eine allgemein angenommene Antwort auf sie bisher nicht gegeben worden, so dass mir ein nochmaliges Eingehen auf dieselbe erforderlich zu sein scheint.

---

1) Bernhard Rosenplenter, Ueber das Zustandekommen spiraliger Blattstellungen bei dikotylen Keimpflanzen. (Inaug.-Dissert., Berlin 1890.)

2) A. Weisse, Blattstellung an Axillarknospen, a. a. O., S. 114—140.

—, Ueber die Wendung der Blattspirale und die sie bedingenden Druckverhältnisse an den Axillarknospen der Coniferen (Flora, 74. Jahrg. 1891, S. 58 bis 70).

Schon den Begründern der Spiraltheorie konnte es nicht entgehen, dass die Divergenzen der sogenannten Hauptreihe

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \frac{8}{21} \dots\dots$$

bei Weitem am häufigsten zu beobachten sind, doch war für ihre idealistische Naturauffassung, nach welcher die organischen Formen nur die Nachbilder ewiger Ideen sind, eine Erforschung der wirkenden Ursachen von vornherein ausgeschlossen, und es entspricht daher nur diesem Standpunkt, wenn sie die angeregte Frage dadurch für erledigt ansahen, dass sie zeigten, dass alle Divergenzen der Hauptreihe die Näherungswerthe eines „höchst einfachen" Kettenbruches seien, „was genugsam anzeigt, wie sich alle diese Verhältnisse in gesetzlichem Zusammenhang befinden und aus einem Grundgesetz ableiten lassen"[1]).

In ausführlicher Weise ist diese Frage in etwas erweitertem Sinne von Chauncey Wright[2]) behandelt worden. Dieser amerikanische Gelehrte zeigte, dass die in der Natur beobachteten Spiralstellungen, wenn man von den besonderen Divergenzen $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$ und $\frac{1}{4}$ absieht, die gemeinschaftliche Eigenthümlichkeit besitzen, dass „jedes Blatt eines Cyklus so über dem Zwischenraum zwischen den älteren Blättern, die ihm der Richtung nach zunächst stehen, gestellt ist, dass es in die Nähe der Mitte und zwar niemals über das mittlere Drittel des Zwischenraumes hinaus oder um mehr als ein Sechstel des Zwischenraumes von der Mitte fällt, bis der Cyklus zu Ende ist, wo dann das neue Blatt genau über einem älteren zu stehen kommt"[3]). Den Nutzen dieser Eigenthümlichkeit sieht Wright darin, dass die Blätter „in vollkommenster Weise dem Licht und der Luft ausgesetzt und mit der grössten Freiheit für symmetrische Ausdehnung, verbunden mit einer lückenlosen Anordnung in der

1) Alexander Braun, Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung etc. (Flora, XVIII. Jahrg., 1835, S. 158 f.)

2) Chauncey Wright, The Uses and Origin of the Arrangements of Leaves in Plants [Communicated 1871]. (Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. New Series, vol. IX, part. II, Cambridge 1873, p. 379—415.)

3) a. a. O., S. 399: „. . . each leaf of the cycle is so placed over the space between older leaves nearest in direction to it as always to fall near the middle, and never beyond the middle third of the space, or by more than one sixth of the space from the middle, until the cycle is completed, when the new leaf is placed exactly over an older one."

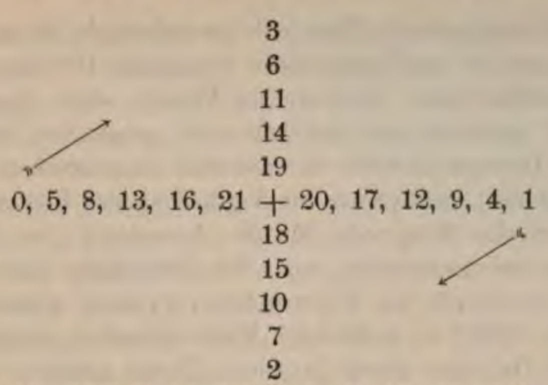
Knospe, versehen sind" [1]). In der gegenseitigen Berührung der Organe in der Knospenlage findet er also nicht eine Ursache, sondern vielmehr einen Zweck der Blattstellung, wie diese selbst für ihn nur als eine Anpassungserscheinung zu deuten ist. Aber auch hinsichtlich des Lichtbedürfnisses der Pflanzen kann eine spiralige Blattstellung doch nur für einen ringsum freien, verticalen Spross als zweckmässig bezeichnet werden; für die mehr oder weniger horizontalen Zweige ist diese Stellung keineswegs zweckmässig, und die Pflanze muss bekanntlich erst durch nachträgliche Drehungen und Biegungen des Blattstiels u. s. w. aus dieser unzweckmässigen Anordnung eine zweckentsprechende herstellen. Wenn somit zwar die mathematische Seite der Wright'schen Angaben als richtig anzuerkennen ist, so müssen doch seine Erklärungsversuche für das Auftreten dieser Stellungsverhältnisse als völlig verfehlt bezeichnet werden.

Ferner kommt in dieser Frage die Abhandlung von G. Henslow „On the origin of the prevailing systems of phyllotaxis" [2]) in Betracht. Dieser Autor glaubt zunächst annehmen zu müssen, dass die wirtelige Blattstellung die ursprüngliche sei, und meint, dass sich die spiralige Anordnung aus dieser in der Art entwickelt habe, dass die Blätter der einzelnen Quirle auseinander gerückt, und sodann die Divergenzen zwischen zwei successiven Blättern constant geworden seien. Wie nun die Dikotylen noch heute mit zwei opponirten Keimblättern anfangen, so wäre die zweigliedrig decussirte Stellung der Blätter auch wahrscheinlich der normale Fall bei ihren Vorfahren gewesen, und wir können daher bei den Dikotylen im Allgemeinen nur solche Spiralstellungen finden, die in der angegebenen Weise sich aus zweigliedriger Quirlstellung ableiten lassen. Entwirft man ein Diagramm für die decussirte Blattstellung und numerirt die Blätter in der Reihenfolge, die sie in der durch Auflösung der Wirtel abgeleiteten Spiralstellung annehmen würden, so ergiebt sich, wie aus dem folgenden Schema ersichtlich ist,

---

1) a. a. O., S. 400: „... exposed most completely to light and air, and provided with the greatest freedom for symmetrical expansion, together with a compact arrangement in the bud".

2) G. Henslow, On the origin of the prevailing systems of phyllotaxis. (Transactions of the Linnean Society of London, sec. series, Botany, vol. I, part. 2, 1876, p. 37—45.)



dass über das Blatt 0 die Blätter 5, 8, 13, 16 = 2, 8, 21 ... fallen. Durch Auflösung von je drei Wirteln (0, 1), (2, 3) und (4, 5) und Eintreten gleicher Divergenzen entsteht daher die $\frac{2}{5}$-Stellung, während die $\frac{3}{8}$-Stellung noch zwei weiterer Wirtel (6, 7) und (8, 9) bedarf u. s. w. Die nach dieser Methode abzuleitenden Spiralsysteme haben also gerade die Divergenzen der Hauptreihe

$$\frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \frac{8}{21} \ldots,$$

die in der Natur am häufigsten zu beobachten sind, und glaubt Henslow hierin den Grund für ihr Vorherrschen gefunden zu haben. Was zunächst die Behauptung anbetrifft, dass die decussirte Stellung die phylogenetisch ältere sei, so ist ja allgemein bekannt, dass die Paläontologie uns in dieser Richtung nicht den geringsten Anhalt giebt, wir uns also auf dem Felde reiner Speculation befinden. Gegenwärtig ist in der Systematik wohl mehr die entgegengesetzte Ansicht in Geltung, wonach wenigstens in der Blüthenregion in einem Formenkreis mit vorherrschend spiraliger Stellung der Blätter die verwandten Formen mit Quirlstellung als weiter vorgeschrittene anzusehen sind [1]). Die von Henslow angewandte Methode für die Ableitung der Spiralstellungen aus der decussirten ist gleichfalls nur auf Speculation beruhend und kann, da sie jeder empirischen Grundlage entbehrt, nur höchstens ein gewisses algebraisches Interesse beanspruchen.

Sodann behandelte C. de Candolle diese Frage in seinen „Considérations sur l'étude de la phyllotaxie" [2]) in bewusstem Gegen-

1) Vergl. A. Engler, Syllabus, grosse Ausgabe, Berlin 1892, S. XI.

2) C. de Candolle, Considérations sur l'étude de la phyllotaxie. (Archives des sciences phys. et nat., 3. période, t. V, Genève 1881, p. 260—396, und als besondere Schrift, Verlg. v. Georg, Genève-Bâle-Lyon, 1881.)

satz zu der mechanischen Theorie Schwendener's, der er geradezu vorwirft, dass sie das Vorherrschen bestimmter Divergenzen in der Natur unerklärt lasse. Sein eigener Versuch, diese Frage zu beantworten, geht von der Annahme einer genetischen Spirale mit constanten Divergenzen sowie der mehrfach ausgesprochenen falschen Vorstellung aus, dass gerade die Vertheilung der Blätter nach den Divergenzen der Hauptreihe für die Ausnutzung von Licht und Raum am zweckmässigsten sei. Das Fehlerhafte dieser Voraussetzungen ist bereits von Schwendener in einer Abhandlung aus dem Jahre 1883[1]) in treffendster Weise beleuchtet worden.

Auch Delpino erhebt in seiner „Teoria generale" gegen die Schwendener'sche Blattstellungslehre denselben Vorwurf[2]). Die Erklärung, die er selbst für das Vorherrschen des Hauptsystems giebt, stützt sich einfach auf die von ihm construirte Kugelsäule, die „pila sferotassica", bei welcher die Divergenz auf der Grundspirale 131° 48′ 39″ betrug, also mit einiger Annäherung dem Grenzwerth für die Divergenzen des Hauptsystems entspricht, und die nach seiner Ansicht „ein vollkommenes Gleichgewicht darstellt"[3]). „Man erfährt indessen nicht", bemerkt Schwendener a. a. O.[4]) treffend, „was hier unter Gleichgewicht zu verstehen sei. Im strengeren Sinne des Wortes besteht überhaupt in einem solchen System mit ungleich geneigten Schrägzeilen gar kein Gleichgewicht. Es verhält sich genau so wie ein Dachstuhl mit ungleichen Sparren, dessen Giebel bekanntlich immer etwas seitlich, nach dem längeren Sparren zu verschoben wird, sobald die Widerlager oder die Sparren selbst gleichmässig nachgeben. Nur wenn alle Theile der Construction absolut starr und unverrückbar sind, unterbleibt diese Verschiebung; dann besteht also gewissermassen Gleichgewicht. Ein solches Gleichgewicht ist aber in jedem beliebigen Organsystem möglich, welches auch die Neigung der Reihen sein mag; es bezeichnet einfach den Zustand der Unveränderlichkeit, der selbstver-

1) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen. (Sitzungsberichte der Kgl. Preussisch. Akademie d. Wissensch. z. Berlin, 1883, S. 741—773.)

2) F. Delpino, Teoria generale della Fillotassi, a. a. O., S. 160, 161 u. 330.

3) a. a. O., S. 127: „Col semplice sperimento di questa pila sferotassica noi consideriamo risoluto il problema meccanico fondamentale della fillotassi. Conciosiacchè essa rappresenta un equilibrio perfetto."

4) Schwendener i. d. a. Sitzgsber. d. Akad., 1883, S. 767 u. 768.

ständlich für die Mechanik der Verschiebungsvorgänge nicht in Betracht kommt." Aber gerade dieses „möglichst beste mechanische Gleichgewicht" ist es, wodurch Delpino das Vorherrschen des Hauptsystems im Anschluss an sein Experiment erklären zu können glaubt[1]).

Als Antwort auf diese Angriffe erschien die mehrfach citirte Abhandlung Schwendener's in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie der Wissenschaften vom Jahre 1883. In dieser hebt Schwendener vor Allem hervor, dass für das Zustandekommen einer bestimmten Stellung neben der relativen Grösse der Organe auch ganz besonders die Basis maassgebend ist, auf welcher das System sich aufbaut[2]). Diese Basis wird nun aber für die Sämlingsachse der Dikotylen aus den beiden opponirten Kotyledonen, für die Axillarsprosse aus dem Stamm und Tragblatt sowie den im Allgemeinen transversal gestellten Primordialblättern gebildet. Sobald diese Decussation durch irgend eine Ungleichmässigkeit gestört wird, so dass die Divergenz zweier Glieder eines Blattpaares kleiner als 180° wird, so ist hierdurch die Spiralstellung eingeleitet, und es ist die Reihe der Coordinationszahlen 1, 2, 3, 5 ...., „welche bei mässiger Abstufung der Grössen mit Nothwendigkeit aus der decussirten Stellung hervorgeht"[3]). In ähnlicher Weise ist bei den Monokotylen die alternirend zweizeilige Stellung als Basis anzusehen. Diese führt aber bei allmählicher Grössenabnahme der Organe und eintretender Spiralstellung wieder mit Nothwendigkeit zur Hauptreihe[4]). Ebenso hat Schwendener bereits an anderem Orte[5]) gezeigt, wie auch an den Sämlingsachsen der Coniferen mit mehrgliedrigem Kotyledonarquirl mit sehr verschiedenen Anschlüssen in den meisten Fällen Spiralstellungen der Hauptreihe zu Stande kommen. „Die Erklärung", bemerkt Schwendener in der citirten akademischen Mittheilung, „liegt auch hier in dem Umstand, dass kleine Abweichungen, wie sie gewöhnlich vorkommen, mit Noth-

1) Delpino, a. a. O., S. 161: „... lo sperimento della pila sferotassica disvela che il medesimo (nämlich il predominio) è un effetto indeclinabile e necessario del miglior possibile equilibrio meccanico."

2) Schwendener, a. a. O., S. 751.

3) a. a. O., S. 753.

4) a. a. O., S. 752.

5) Verh. d. botan. Ver. d. Prov. Brdbg., 1879.

wendigkeit zur Normalspirale führen, dass folglich besondere und darum seltenere Combinationen erforderlich sind, um die Divergenzen der übrigen Reihen herzustellen" [1]).

Trotz dieser Ausführungen bleibt Delpino in seiner neuen, dem letzten internationalen Congress in Genua vorgelegten Abhandlung [2]) bezüglich dieser Frage im Wesentlichen bei seiner alten Ansicht stehen. Auch jetzt ist für ihn mit dem Experiment der Kugelsäule der Beweis dafür erbracht, dass die Spiralstellungen des Hauptsystems das beste mechanische Gleichgewicht darstellen. Neu ist nur der Gedanke, dass die irrationale Grenzdivergenz des Hauptsystems, bei welcher niemals das Centrum eines Blattes über das eines darunterstehenden fällt, eben dieserhalb einem „mechanischen Optimum entspricht, da nur durch diese Bedingung den Stämmen und Zweigen das günstigste Gefüge und das Maximum des Widerstandes gegen Biegen und Zerbrechen gesichert wird" [3]). Delpino giebt für diese Behauptung keinen eigentlichen Beweis, sondern bemerkt nur kurz, dass, wenn man Zweige von gleichem Durchmesser von Pflanzen mit spiraliger und decussirter Blattstellung auf ihre Biegungsfestigkeit hin prüft, man sich leicht von dem Gesagten überzeugen wird. Da mir der Zusammenhang zwischen der Blattstellung und der Festigkeit der Achse aber vorläufig völlig unverständlich geblieben ist, so unterliess ich es auch, die angegebenen Versuche auszuführen; doch ist jedenfalls wohl soviel sicher, dass die angegebene Regel sehr viele Ausnahmen hat; so wird z. B. gewiss ceteris paribus ein Zweig von Fraxinus schwerer als ein solcher von Salix fragilis brechen. Ehe also Delpino nicht durch quantitative Angaben die relative Richtigkeit seiner Behauptung nachweist, wird er nicht Glauben für seine Vermuthung beanspruchen können.

Bei meinen eigenen Untersuchungen hatte ich vielfach Gelegenheit, die Richtigkeit des schon citirten Schwendener'schen Satzes bestätigt zu finden, „dass kleine Abweichungen, wie sie gewöhnlich

---

1) a. a. O., S. 754.

2) F. Delpino, Esposizione di una nuova teoria della Fillotassi. (Atti del congresso botanico internazionale di Genova 1892 [Genova 1893], p. 213—233.)

3) a. a. O., S. 224: „Anche questo risponde a un optimum meccanico, perchè solo per questa condizione è assicurato ai fusti ed ai rami il maximum di concatenazione e di resistenza alla flessione e alla fragilità."

vorkommen, mit Nothwendigkeit zur Normalspirale führen, dass folglich besondere und darum seltenere Combinationen erforderlich sind, um die Divergenzen der übrigen Reihen herzustellen". Die Beobachtung der Blattstellungen an Adventivsprossen lieferte mir zahlreiche Beispiele dafür, dass nach mannigfachen Zwischenstellungen, ähnlich wie dies von Schwendener für die primären Achsen der Coniferen mit mehrgliedrigem Kotyledonarquirl nachgewiesen ist, in den meisten Fällen Spiralstellungen der Hauptreihe zu Stande kommen. Der Beginn einer regelmässig spiraligen Anordnung wird alsdann auf einem Knospenquerschnitt stets durch drei Blätter bezeichnet, deren Mittelpunkte die Ecken eines ungleichseitigen Dreiecks bilden, dessen kleinste Seite diejenigen Blätter verbindet, welche dem Stammscheitel am weitesten und am nächsten liegen. Bezeichnet man die drei in Frage kommenden Blätter, nach ihrer Entfernung vom Stammscheitel (resp. ihrer Insertionshöhe) geordnet, mit 1, 2 und 3 (vergl. Fig. 6, Taf. XIII), so ist durch diese jedenfalls die Wendung der eingeleiteten Spirale völlig bestimmt. Auch ist es nach den Principien der Anschlusstheorie klar, dass Blatt 4 in die Lücke zwischen Blatt 1 und 2, Blatt 5 zwischen 2 und 3, Blatt 6 zwischen 3 und 4 fallen muss u. s. f. Kommt nun jedes Blatt gerade in die Mitte der Lücke zwischen seinen Contactblättern zu liegen, so wird, wie ein Blick auf das Schema Fig. 7, Taf. XIII zeigt, sobald durch den gegenseitigen Druck der Blattanlagen gleichmässige Divergenzen hergestellt sind, die $\frac{2}{5}$-Stellung resultiren. Meistens wird jedoch die Lücke nach dem tieferen resp. weiter vom Stammscheitel entfernten Contactblatte hin einen etwas grösseren Spielraum darbieten, und es wird daher das in die Lücke fallende Blatt gewöhnlich nicht genau in die Mitte derselben, sondern mehr oder weniger dem tieferen Contactblatte genähert angelegt. Beträgt z. B. diese Abweichung von der Mitte $\frac{1}{6}$ der Divergenz, so ergiebt sich, wie das Schema Fig. 8, Taf. XIII verdeutlicht, die $\frac{5}{13}$-Stellung; ist die Abweichung $\frac{1}{3}$ der Divergenz, so kommt die $\frac{3}{8}$-Stellung zu Stande u. s. w.; es ist jedoch zu bemerken, dass die Abweichung wohl selten eine so beträchtliche Grösse annehmen wird, dass die $\frac{3}{8}$-Stellung eintreten könnte. Selbstverständlich können auch alle möglichen Uebergänge zwischen der $\frac{2}{5}$- und $\frac{3}{8}$-Stellung auf diese Weise erhalten werden, da der Grad der Abweichung von den Form- und Grössenverhältnissen des einzelnen Falles abhängig ist. In der

That sind ja aber auch die Divergenzbrüche $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$ .... nur als Näherungswerthe anzusehen, durch die mit relativ kleinen Zahlen die wirklichen Blattdivergenzen annähernd genau bezeichnet werden können[1]). Es sind also die Stellungen der Hauptreihe im Schwendener'schen Sinne, welche sich auf diese Weise ergeben.

Nur selten wird die Lücke zwischen den beiden Contactblättern so gestaltet sein, dass der grössere Spielraum nach dem höher inserirten Blatte zu vorhanden ist. Unter dieser Voraussetzung würde, wenn z. B. das in die Lücke fallende Blatt um $\frac{1}{6}$ der Divergenz von der Mitte abweicht, die $\frac{3}{7}$-Stellung eintreten, allgemein würden Stellungen der Reihe

$$\frac{2}{5}, \frac{3}{7}, \frac{5}{12}, \frac{8}{19} \ldots$$

veranlasst, wie man leicht aus analog construirten Schematen ersehen kann. Nur in seltenen Fällen wird also, wenn die Basis von drei in einem ungleichseitigen Dreieck gestellten Blättern gebildet wird, sich eine Spiralstellung dieser Reihe ergeben können.

In ähnlicher Weise führt eine aus vier Blättern gebildete asymmetrische Basis, falls sich bei Numerirung nach der Insertionshöhe die in Fig. 9, Taf. XIII angenommene Reihenfolge ergiebt, zu Stellungen aus der Divergenzreihe

$$\frac{2}{7}, \frac{3}{11}, \frac{5}{18}, \frac{8}{29} \ldots,$$

und zwar wird die $\frac{2}{7}$-Stellung eintreten, falls jedes Blatt gerade in die Mitte zwischen seine Contactblätter fällt (vergl. Fig. 9, Taf. XIII), während bei der $\frac{3}{11}$-Stellung jedes Blatt um $\frac{1}{6}$ der Divergenz von der Mitte nach dem tiefer inserirten Contactblatte zu abweicht u. s. w. Wenn bei gleicher Basis die Lücke so gestaltet ist, dass die Abweichung nach dem höher inserirten Blatte zu stattfindet, so resultiren Stellungen der Reihe

$$\frac{2}{7}, \frac{3}{10}, \frac{5}{17}, \frac{8}{27} \ldots,$$

die also zu der vorigen Reihe in derselben Beziehung steht, wie die Reihe $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{7}$ ... zur Hauptreihe.

Sind die die Basis bildenden vier Blätter nicht derart inserirt, dass man, bei Anordnung nach der Insertionshöhe, von jedem Blatt zu einem benachbarten fortschreiten muss, so bilden, wie man sich an entsprechenden Figuren leicht klar machen kann, stets drei der

---

1) Vergl. Schwendener, i. d. Sitzgsber. d. Berl. Akad., 1883, S. 747.

aufeinander folgenden Blätter ein asymmetrisches Dreieck, auf das sich dann im Allgemeinen die Stellungen der Hauptreihe aufbauen müssen. Da nun bekanntlich vier Elemente $4! = 1 . 2 . 3 . 4 = 24$ Permutationen zulassen, so sind auch 24 verschiedene Combinationen bezüglich der Insertion möglich. Von diesen führen nur acht Fälle zu einer cyklischen Reihenfolge, die also Stellungen der $\frac{2}{7}$-Reihen einleiten können, während die übrigen 16 Fälle im Allgemeinen Stellungen der Hauptreihe veranlassen werden.

In Gedanken liessen sich diese Betrachtungen bis ins Unendliche fortsetzen. So würde unter der Voraussetzung einer Basis, die von fünf Fig. 9, Taf. XIII analog gestellten Blättern gebildet wird, die $\frac{2}{9}$-Stellung nebst den von ihr abzuleitenden Reihen zu Stande kommen, und allgemein würde bei einer entsprechend von n Blättern gebildeten asymmetrischen Basis unter der Bedingung, dass jedes Blatt in die Mitte der Lücke zwischen seine Contactblätter fallen soll, die Divergenz der resultirenden Stellung durch den Bruch $\frac{2}{2n-1}$ ausgedrückt werden, und die abzuleitenden Reihen wären dann, bei Annäherung an das tiefer inserirte Contactblatt

$$\frac{2}{2n-1}, \frac{3}{3n-1}, \frac{2+3}{(2n-1)+(3n-1)} \cdot \cdot \cdot \cdot,$$

während bei vorausgesetzter Annäherung an das höher inserirte Contactblatt sich die Reihe

$$\frac{2}{2n-1}, \frac{3}{3n-2}, \frac{2+3}{(2n-1)+(3n-2)} \cdot \cdot \cdot \cdot$$

ergeben würde. Da jedoch diesen weiteren Speculationen kaum ein botanisches Interesse zukommen dürfte, so glaube ich es bei diesen Andeutungen bewenden lassen zu sollen.

Die Frage, weshalb in der Natur die Spiralstellungen der Hauptreihe vorherrschen, wird somit als beantwortet anzusehen sein, sobald nachgewiesen ist, weshalb in der Natur gerade die zu ihrer Einleitung nöthigen Grundstellungen eintreten müssen. Für das Zustandekommen derselben sind nun aber einerseits die gegebenen Ausgangsverhältnisse, andererseits die relative Grösse der Blattanlagen die bedingenden Factoren. Bei den normalen Achsen der Dikotylen und Monokotylen ist bekanntlich im Allgemeinen eine decussirte oder zweizeilige Ausgangsstellung gegeben. Bedingt nun eine Asymmetrie eine Abweichung von dieser Stellung, so wird im Allgemeinen bei

den herrschenden Grössenverhältnissen der Blattanlagen, wonach wohl mehr als zwei, aber weniger als drei Anlagen nebeneinander auf der gegebenen Basis hervorspriessen können, die Stellung von drei Blättern in Form eines ungleichseitigen Dreiecks die unmittelbare Folge sein. Die Axillarsprosse der Coniferen schliessen sich in dieser Beziehung im Allgemeinen denen der Dikotylen an. Auch bei vielen Adventivsprossen liegen die Verhältnisse ähnlich, so bei denen, die mit zwei Primordialblättern beginnen, und bei denjenigen, bei welchen schon die drei ersten Blätter in Form eines ungleichseitigen Dreiecks gestellt sind. Die im zweiten Capitel dieser Arbeit mitgetheilten Beobachtungen liefern hierfür mannigfache Beispiele.

Beginnen die Adventivsprosse mit einem dreigliedrigen Blattquirl, so tritt bei hinzukommender Asymmetrie meistens eine aus vier Blättern gebildete Uebergangsstellung ein. Diese kann nun, wie oben gezeigt, entweder auch zur Hauptreihe führen oder aber die Stellungen der $\frac{2}{7}$-Reihen veranlassen. Auch bei gelegentlichen Uebergängen aus normaler dreigliedriger Quirlstellung in die Spiralstellung finden sich analoge Verhältnisse. Beobachtungen dieser Art machte ich an Axillarsprossen von Sedum maximum, S. reflexum und Banksia integrifolia, bei denen die $\frac{2}{7}$-Stellung resultirte; Uebergänge aus dreigliedrig quirliger Basis zu Spiralstellungen der Hauptreihe fand ich an Axillartrieben von Sedum maximum (resultirende Divergenz $\frac{2}{5}$ und $\frac{5}{13}$), einem Adventivspross von Syringa vulgaris (resultirende Divergenz $\frac{2}{5}$) sowie an einem monströsen Sämling von Malcolmia maritima mit drei Kotyledonen (resultirende Divergenz $\frac{3}{8}$).

Dass auch bei Anfangs unregelmässiger Anordnung der Blätter am häufigsten Stellungen der Hauptreihe zu Stande kommen, hat im Allgemeinen in der relativen Grösse der Blattanlagen seinen Grund, die eben nur bei wenigen Pflanzen so klein ist, dass mehr als vier, meistens kaum drei Blätter, nebeneinander auf dem Stammumfang Platz haben. Es wird daher, sobald es überhaupt zu einer regelmässig spiraligen Anordnung kommt, meistens die die Hauptreihe einleitende Uebergangsstellung in Form eines ungleichseitigen Dreiecks hervortreten müssen.

Wo die Blattanlagen relativ klein sind, wie z. B. bei vielen Lycopodien, sind auch Abweichungen von den Divergenzen der Hauptreihe eine gewöhnliche Erscheinung.

Die Spiralstellungen mit den Divergenzen $\frac{1}{3}$ und $\frac{1}{4}$ haben mit der $\frac{1}{2}$-Stellung die Eigenthümlichkeit gemeinsam, dass die Hauptspirale schon nach einem Umlauf zu einem Blatte führt, das gerade über das Ausgangsblatt fällt. Es sind daher für ihr Zustandekommen besondere Verhältnisse nöthig, die am besten im Anschluss an die zweizeilige Blattstellung erörtert werden. Deshalb schien es mir zweckmässig, die Besprechung derselben dem folgenden Abschnitt beizufügen.

2. Die zweizeilige Blattstellung.

Bei den älteren Autoren verdiente die zweizeilige Blattanordnung als Spiralstellung mit der Divergenz $\frac{1}{2}$ nur insofern eine besondere Erwähnung, als bei ihr die Wendung der Grundspirale unbestimmt blieb. Im Uebrigen war sie für Schimper und Braun als erster Näherungswerth des zur Hauptreihe gehörigen Kettenbruchs genügend „erklärt".

Hofmeister machte zuerst darauf aufmerksam, dass bei der zweizeiligen Blattstellung die „Bestimmung des Entstehungsortes der jüngsten seitlichen Bildung durch die eine nächst ältere" ausgeführt werde, und dass dieser Fall nur eintreten könne, „wenn das Blatt bis zum Hervortreten des nächst jüngeren Blattes seine Basis bis auf mindestens die Hälfte des Stengelumfangs verbreitert" [1]). Neben diesem mechanischen Moment glaubte er aber für diejenigen dikotylen Pflanzen, deren senkrecht aufwärts wachsende Hauptsprosse spiralige Blattstellung besitzen, während an den mehr horizontalen Zweigen die Blätter zweizeilig stehen, diese letztere Stellung durch die Einwirkung der Schwerkraft erklären zu müssen [2]). Das Unhaltbare dieser Vorstellung hat schon Schwendener [3]) in überzeugender Weise gekennzeichnet, so dass ein weiteres Eingehen auf diesen Theil der Hofmeister'schen Lehre hier überflüssig wäre.

Chauncey Wright suchte das Auftreten der $\frac{1}{2}$- und $\frac{1}{3}$-Stellung mit der Länge der Internodien in Zusammenhang zu bringen. Er sagt in der schon citirten Abhandlung: „The simplicity of the cycles

---

1) Wilh. Hofmeister, Allgem. Morphologie der Gewächse, a. a. O., S. 485.
2) Hofmeister, a. a. O., S. 608.
3) Schwendener, Mech. Theor. d. Blattst., S. 132.

in stems with long internodes has the effect, that the absolute distance between two leaves standing one over the other is not so great as it otherwise would be. There is, no doubt, a disadvantage in long internodes, or in the separation of growing parts by long intervals from their sources of nutrition.“[1]) Ueberhaupt hält Wright es für einen Vortheil für die Pflanze, wenn ein Blatt gerade über ein darunterstehendes fällt, und zwar ist es „the advantage of being in the line of traffic“, denn „a leaf is not only a productive or industrial centre, but a commercial one. It effects exchanges, both giving and receiving supplies“[2]). Dass in vielen Fällen eine gewisse Beziehung zwischen der Zahl der Orthostichen und der Länge der Internodien stattfinden mag, soll nicht geleugnet werden. Jedenfalls giebt es aber z. B. bei den Monokotylen zahlreiche Beispiele, welche beweisen, dass auch an gestauchten Achsen mit äusserst kurzen Internodien zwei- und dreizeilige Blattstellung vorhanden ist, so dass dem von Wright angegebenen Zusammenhang keineswegs allgemeine Gültigkeit zukommt.

In seiner „Teoria generale“ stellte Delpino die Behauptung auf, dass bei denjenigen Bäumen, die an den Seitenzweigen zweizeilige Blattstellung besitzen, während an den Hauptachsen die Blätter spiralig stehen, auch an den Zweigen die ersten Blattanlagen spiralig angeordnet wären, und dass erst in späteren Entwickelungsstadien der Knospe die Blätter durch Drehung im Sinne der Grundspirale in die zweizeilige Stellung übergingen[3]). Diese Behauptung steht jedoch, wie bereits Schwendener hervorgehoben hat[4]), mit der Wirklichkeit in völligem Widerspruch, „da die beobachtete Stellungsänderung schon mit dem ersten Sichtbarwerden der Organe gegeben ist“. Den Zweck dieser Stellungsänderung sowie der zweizeiligen Blattstellung überhaupt erblickt Delpino in der Herstellung der bestmöglichen Orientirung gegen Licht und Luft[5]). Doch übersieht hierbei der italienische Forscher offenbar, dass die zweizeilige Blattstellung doch nur für diejenigen horizontalen Zweige, deren

1) Wright, The Uses and Origin of the Arrangements of Leaves in Plants, a. a. O., S. 403.

2) a. a. O., S. 404.

3) Delpino, Teoria generale della fillotassi, a. a. O., S. 140.

4) Schwendener in d. Sitzgsb. d. Berl. Akad. v. Jahr. 1883, S. 769.

5) Delpino, a. a. O., S. 322.

Mutterachse vertical gerichtet ist, ohne Weiteres die günstigste Lichtlage der Blätter bewirkt, dass dagegen für alle diejenigen Axillartriebe, deren Mutterachse schon horizontal verläuft, die lateral zweizeilige Blattanordnung an sich eine höchst ungünstige Lichtlage bedingt, indem die Hälfte aller Blätter dem Lichte ihre Unterseite zukehren würde. Die Pflanze muss daher an allen diesen Zweigen — und dies sind doch die meisten — die zweckmässige Lichtlage erst durch nachträgliche Drehungen und Wendungen, wie bei jeder anderen Blattstellung, herbeiführen.

In seiner neuen Mittheilung spricht Delpino für das Zustandekommen der zweizeiligen Blattstellung an den Seitenzweigen derjenigen Bäume, die an den Hauptachsen Spiralstellung haben, eine andere Ansicht aus. Er behauptet, „dass die zweizeilige Blattstellung an den Seitenzweigen durch Abort aller Blätter in derjenigen Reihe der dreizeiligen Anordnung bedingt wird, welche dem Stamme zugekehrt und dem grössten Drucke unterworfen ist“. Und zwar wird „der Druck, unter welchem sich diese Knospen bilden und entwickeln, von dem Tragblatte veranlasst, welches die Knospe gegen die Achse drückt“ [1]). Diese Annahme stützt Delpino hauptsächlich auf die Beobachtung, dass an diesen Zweigen die beiden Blattzeilen meistens etwas nach unten genähert stehen. Doch scheint mir zur Erklärung dieser Erscheinung die alte Hofmeister'sche Theorie [2]), wonach dieselbe auf Epinastie beruht, vollständig auszureichen. Setzt ferner die Annahme, dass das abortirte dritte Blatt der Knospe dem Stamme zugekehrt liege, schon die bei den Dikotylen verhältnissmässig seltene Stellung dieses Blattes voraus, so sollte man vollends, wenn der Abort nur durch den Druck des Tragblattes bedingt wird, wohl erwarten, dass bei der Anlage der jüngeren Blätter, wo dieser Druck doch nicht mehr in Betracht kommen kann, auch wieder die supponirte dreizeilige Blattstellung eintreten müsste. Auch bleibt Delpino den Beweis dafür schuldig,

---

1) Delpino, Esposizione di una nuova teoria della fillotassi, a. a. O., S. 229 bis 230: „... che la fillotassi distica dei rami laterali è dovuta all' aborto di tutte le foglie ... in quella riga dell' ordine tristico che riguarda il fusto e che fu soggetta a massima pressione. .... La pressione sotto cui queste gemme si formano e si sviluppano è causata dalla foglia ascellanta che preme la gemma contro l'asse.“

2) Hofmeister, Allgem. Morphologie, a. a. O., S. 599.

dass in den Blattwinkeln dieser Zweige der Druck des Tragblattes grösser ist als bei anderen Pflanzen, wo Blätter der Knospen auch in die Mediane fallen.

Die in Kerner's „Pflanzenleben"[1]) über diese Frage gemachten Behauptungen müssen in einem in so vieler Beziehung trefflichen Werke um so mehr überraschen. Man liest hier: „In die Einhalb-Stellung wird die Eindrittel-Stellung umgewandelt, wenn in einem Stockwerke das zweite Blatt, welches in der Knospe von dem ersten um $^1/_3$ des Kreisumfanges entfernt ist, in Folge der Drehung des auswachsenden Stengels um $^1/_6$ des Kreisumfanges (60°), also genau um so viel vorrückt, dass es nun um einen halben Kreisumfang (180°) von dem ersten entfernt ist. Gerade diese Veränderung ist sehr gut an den auswachsenden Zweigen von Buchen und Hainbuchen, Haseln und vielen anderen Bäumen und Sträuchern zu sehen. In den Knospen sind die Blätter nach Eindrittel gestellt, an den ausgewachsenen, holzig gewordenen Zweigen erscheinen sie nach Einhalb gestellt. Da man überhaupt in den Knospen die einfachsten Fälle, zumal die Eindrittel-Stellung am häufigsten beobachtet, so liegt der Gedanke nahe, dass die Zahl der ursprünglichen Blattstellungen eigentlich nur sehr geringe ist, und dass complicirtere Blattstellungen, welche durch Bruchzahlen ausgedrückt werden, in denen der Nenner eine zweizifferige Zahl darstellt, häufig durch Drehung der einzelnen Stengelglieder während ihres Wachsthums hervorgehen." Da die hier als Thatsachen hingestellten Angaben der Wirklichkeit nicht entsprechen, so erscheint ein weiteres Eingehen auf diese Behauptungen unnöthig.

Auch die von Kerner angeführten „Beziehungen der Lage zur Gestalt der grünen Blätter", durch die unter Anderem auch die zweizeilige Blattstellung an aufrechten Stengeln zu erklären versucht wird, sind mindestens nicht von allgemeiner Gültigkeit. Kerner schreibt[2]): „Mag man ein kleines, beblättertes Moospflänzchen oder einen reichbelaubten, mächtigen Baum in den Kreis der Betrachtung ziehen, immer wird man finden, dass die Zahl der Orthostichen an den aufrechten Stengeln eine desto geringere ist, je breiter die Laub-

---

1) Anton Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, I. Band, Leipzig 1888, S. 377—378.

2) a. a. O., S. 378 f.

flächen sind. Erscheinen die grünen Flächen kreisrund, wie jene des Judasbaumes (Cercis Siliquastrum), oder sind sie breit eiförmig oder herzförmig, dabei gegen die Basis am breitesten, wie jene der Linden und Rüstern, und werden dieselben nicht etwa von sehr langen Stielen getragen, gleich jenen der Zitterpappel (Populus tremula), so laufen sie in zwei Zeilen am Stengel hinauf, zeigen also die Einhalb-Stellung. Sind die Blattflächen im Umrisse breit-elliptisch, also beiläufig in der Mitte am breitesten und dabei kurz gestielt, wie jene der Buchen, der Erlen und der Haselnusssträucher, so sind sie an den aufrechten Zweigen regelmässig in drei Zeilen geordnet und zeigen die Eindrittel-Stellung. Sind die Blätter verkehrt eiförmig, also an der vorderen Hälfte breiter als an der Basis, und zugleich kurz gestielt, wie z. B. jene der Eichen, so findet man sie in fünf Zeilen nach der Zweifünftel-Stellung geordnet. Sind sie lanzettlich oder länglich, wie jene der Mandelbäume, so zeigen sie meistens die Dreiachtel-Stellung, und endlich die schmalen, linealen Blätter an den Gerten des Färberginsters etc. findet man regelmässig in der Fünfdreizehntel-Stellung geordnet." Abgesehen davon, dass die hier mitgetheilten Angaben über die Blattstellung der als Beispiele angeführten Gewächse zum Theil nicht ganz richtig sind, scheinen mir einerseits die Unterscheidungen der verschiedenen Blattformen, wonach z. B. die Blätter der Linde und Haselnuss, der Rüster und der Buche in getrennte Abtheilungen gestellt werden, denn doch etwas künstlich zu sein; andererseits beweisen aber zahlreiche Beispiele, dass die aufgestellten Regeln sehr viele Ausnahmen besitzen. So müsste z. B. den Gräsern und vielen anderen Monokotylen mit linealen Blättern hiernach die $\frac{5}{13}$-Stellung zukommen, während sie in Wirklichkeit die $\frac{1}{2}$-Stellung besitzen. Ferner sind viele Pflanzen mit sehr ähnlich geformten Blättern doch gerade in der Blattstellung unterschieden; ich erinnere nur an Platanus mit zweizeiliger und Acer mit decussirter Stellung, sowie an Fraxinus mit decussirter, Rhus und Ailanthus mit spiraliger (häufig $\frac{5}{13}$-) Stellung. Es kann somit die von Kerner behauptete Beziehung zwischen der Blattstellung und der Form der Blattspreite nicht als eine solche von allgemeiner Giltigkeit angesehen werden.

Die neueren Untersuchungen Schumann's haben inzwischen an zahlreichen Beispielen die Richtigkeit des schon citirten Hofmeister'schen Satzes nachgewiesen, dass die zweizeilige Blattstellung

zu Stande kommt, wenn jedes Blatt „bis zum Hervortreten des nächst jüngeren Blattes seine Basis bis auf mindestens die Hälfte des Stengelumfanges verbreitert". Schumann führt in seinem Werke über Blüthenanschluss aus, wie bei den Gramineen, Iridaceen und einzelnen Bromeliaceen schon die Vorblätter „grosse basale Scheiden entwickeln, mit denen sie den Vegetationskegel, der elliptische Form behält, umfassen", und dass so „an dem Primord ein distiches Blattsystem entsteht"[1]. In ausführlicher Weise behandelt Schumann diese Frage in dem 1. Heft seiner „morphologischen Studien"[2]. Er hebt hier besonders hervor, dass die schon von Hofmeister ausgesprochene Behauptung richtig sei, wonach es vorkommen kann, „dass nur ein einziges Blatt als Contactkörper fungirt: dann nämlich, wenn durch eine scheidige Umgreifung des Vegetationskegels sämmtliche aussen stehenden Blätter aus dem Contacte eliminirt werden. Die beiden Scheidenränder lassen dann eine Lücke zwischen sich, welche durch die Neubildung besetzt wird." Schumann bemerkt dann weiter, dass hier folgende Fälle zu unterscheiden sind: „Ist die Scheide vollkommen symmetrisch, d. h. sind von der dicksten Stelle des Blattes die Abmessungen bis zu den Flankenrändern gleich, so entstehen stets distiche Systeme. Sind in den aufeinander folgenden Scheiden die Flanken gleichsinnig asymmetrisch, d. h. liegt die grössere Flanke immer rechts oder immer links, so werden spirale Systeme erzeugt. Der Winkel der Divergenz ist abhängig von dem Maasse der Asymmetrie ..... Ist die Asymmetrie der Scheidenränder so, dass der grössere Flügel abwechselnd rechts und links fällt, so entstehen dorsiventral zweizeilige Blattanreihungen. Alle diese Verhältnisse finden sich bei den Monokotylen ebenso ausgeprägt wie bei den Dikotylen, wenn auch der eine oder andere specielle Fall, der bei jenen vorkommt, an diesen sich nicht findet oder noch nicht beobachtet worden ist. Die morphologische Natur der den Vegetationskegel umfassenden Blattflanken kann für die Anlagebedingungen der Neubildungen von keiner Bedeutung sein, deshalb ist es gleichgültig, ob dieselben später zu einer wirklichen Scheide zusammenschliessen oder eine

---

1) Karl Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, Leipzig 1890, S. 501.

2) K. Schumann, Morpholog. Studien, Heft I, Leipzig 1892, S. 101 f.

Ochrea oder Nebenblätter bilden, der Erfolg ist, wie die Polygonaceen, gewisse Papilionaceen und die Vitaceen u. s. w. zeigen, der nämliche".

Meine eigenen Untersuchungen über die zweizeilige Blattstellung bewiesen mir gleichfalls die Richtigkeit und, soweit die Beobachtungen reichen, auch allgemeine Giltigkeit des Hofmeister'schen Satzes. Ich kann daher nur die diesbezüglichen Angaben Schumann's, die sich ja auf ein viel umfassenderes Untersuchungsmaterial stützen, bestätigen und führe deshalb im Folgenden nur kurz die Namen der von mir in dieser Frage untersuchten Pflanzen an:

Tradescantia virginica, Acorus Calamus, Phalaris canariensis, Sagittaria sagittifolia, Corylus Avellana, C. Colurna, Ulmus effusa, Platanus occidentalis, Rumex scutatus, Erythroxylon Coca, Vitis vinifera, V. riparia, Ampelopsis hederacea, A. cordata, Begonia Rex, Trifolium incarnatum, Medicago sativa, Aristolochia Clematitis, A. Sipho.

Zu der mehrfach angeregten Frage, weshalb bei vielen Bäumen die Blattstellung an den aufrechten Sprossen spiralig ist, während die Seitenzweige distiche Blattanordnung zeigen, ist zunächst zu bemerken, dass die von Hofmeister und zum Theil auch von Delpino ausgesprochene Behauptung, das alle vertical gerichteten Sprosse dieser Bäume spiralige Blattstellung besitzen, nicht der Wirklichkeit entspricht. Vielmehr zeigen im Allgemeinen nur die primäre Achse und die Adventivsprosse diese Blattstellung, während alle Axillarzweige die zweizeilige Blattstellung besitzen. Diese Verschiedenheit der Blattanordnung erklärt sich einerseits durch die Verschiedenheit der Basen, andererseits durch die abweichende relative Grösse der Blattanlagen. Was zunächst die Verhältnisse an den Axillarknospen betrifft, so bedingt die zwischen Stamm und Tragblatt eingekeilte Lage der Knospe, wie dies bei den Dikotylen ja die Regel ist, eine transversale Stellung der ersten Blätter.

Allerdings ist auch diese bisher wohl allgemein zugegebene Lehre der mechanischen Blattstellungstheorie, wonach die laterale Stellung der Primordialblätter durch den Druck von Stamm und Tragblatt veranlasst wird, neuerdings von Ludwig Koch[1]) angegriffen

1) Ludwig Koch, Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., XXV. Band, 1893, S. 473.)

zweifelt worden. Er behauptet, dass wenigstens für gewisse von ihm näher studirte Pflanzen, bei welchen die Anlage der lateralen Blätter schon zu einer Zeit erfolge, wo der Spross „wenig mehr als ein kaum in der Blattachsel hervorragendes Podium" sei, „sich in ihm Drucke ziemlich gleichmässig vertheilen, eine laterale Blattstellung somit kaum begünstigen würden". „Aber auch da, wo die Neubildung als nackter Höcker in der Blattachsel beobachtet wird, wäre entwickelungsgeschichtlich festzustellen, ob und wie lange ein in der Richtung der Mediane sich zeigender Contact vorhanden ist, und ob zu einem solchen das zeitliche Auftreten der in Frage kommenden Blätter sich in Beziehung bringen lässt." Des Weiteren führt Koch an, dass nicht selten „die zur Herstellung der Achselhöhle führenden Wachsthumsvorgänge der Sprossanlage und Ausbildung voraneilen. Erst später, wenn der Spross sich schon individuell zu gestalten vermochte, wird die Höhle ausgefüllt". „Erkennen wir erst," heisst es ferner, „die Richtigkeit des Satzes an, dass durch Wachsthumsvorgänge des Mutterorgans oder anschliessender Gewebepolster den seitlichen Bildungen der für ihre individuelle Entwickelung nöthige Raum zur Verfügung gestellt wird, so rücken allenfallsige mechanische Einflüsse in ihrer Bedeutung erst an zweite oder gar dritte Stelle" [1]).

Es sind dies zum Theil Bedenken gegen die Grundprincipien der mechanischen Blattstellungslehre, wie sie seiner Zeit von C. de Candolle in den schon citirten „Considérations sur l'étude de la phyllotaxie" erhoben sind, und die bereits von Schwendener selbst in der mehrfach erwähnten Abhandlung in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie vom Jahre 1883 eine klare Widerlegung gefunden haben. Was speciell die Anlage der transversalen Vorblätter betrifft, so glaube ich, dass Koch in der Beurtheilung der zu dieser Zeit in der Blattachsel herrschenden Druck- und Raumverhältnisse nicht immer das Richtige getroffen hat. So scheinen mir viele seiner Figuren, welche genau Bildern entsprechen, die ich selbst bei meinen Untersuchungen zu sehen Gelegenheit hatte, gerade die entgegengesetzte Deutung zu verlangen. Ich muss gestehen, dass bei Bedingungen, wie sie z. B. für Syringa vulgaris von Koch in Fig. 5 auf Taf. XVI dargestellt sind, eine andere als

---

1) a. a. O., S. 478.

laterale Stellung der ersten Blätter mir geradezu mechanisch unmöglich erscheint. Die im Allgemeinen elliptische Form jugendlicher Axillarknospen, bei welcher die grosse Achse der Ellipse transversal verläuft, ist sicherlich der Ausdruck der in dem Blattwinkel vorhandenen Raum- und Druckverhältnisse, denn auch bei Adventivsprossen passt sich die Form der jugendlichen Knospe durchaus den gegebenen mechanischen Bedingungen an.

Die von Koch ausgesprochene Vermuthung, dass die laterale Stellung der Primordialblätter, sowie die Stellung der ersten Blätter überhaupt, durch die „Schutzbedürftigkeit des zarten Scheitels der Neubildung"[1]) bedingt sein könne, scheint mir insofern unzutreffend zu sein, als einerseits die Axillarknospen häufig schon, während die Blätter des Muttersprosses sich noch in der Knospenlage befinden und so die jugendliche Axillarknospe genügend schützen, eine grössere Zahl von Blättern entwickeln, andererseits aber häufig die Primordialblätter so klein sind, dass sie zum weiteren Schutz des Scheitels nur wenig beitragen können. Ich glaube es daher als völlig begründete Thatsache annehmen zu können, dass die laterale Stellung der Primordialblätter eine rein mechanische Folge der durch die Basis gegebenen Verhältnisse sei.

An den Axillarknospen derjenigen Bäume, die an diesen zweizeilige, an den Hauptachsen und Adventivsprossen dagegen spiralige Blattstellung besitzen, wachsen nun die Basen der Primordialblätter schon frühzeitig beträchtlich in tangentialer Richtung, so dass sie den jugendlichen Stammscheitel mehr oder weniger scheidenartig umfassen. Welches der beiden Vorblätter früher zur Entwickelung kommt resp. tiefer inserirt ist, hängt von den Asymmetrieverhältnissen des Blattwinkels ab. Und zwar zeigte sich hier eine häufig sehr beträchtliche seitliche Verschiebung des Tragblattes zu der durch Stamm und Knospe zu legenden Mediane als der gewöhnlich wirksame Factor. Specielle Beobachtungen an möglichst extremen Fällen ergaben für Corylus Avellana einen Verschiebungswinkel $\delta = 16^0$, C. Colurna $\delta = 15^0$, Ulmus effusa $\delta = 14^0$, Platanus occidentalis $\delta = 9^0$

Durch die scheidenartige Ausbildung der Blattbasen behält der Scheitel die Form einer Ellipse mit transversal gerichteter grosser

1) a. a. O., S. 421—422 u. 472.

Achse bei, so dass auch die folgenden Blätter naturgemäss eine laterale Stellung einnehmen müssen; und da jedes von diesen wieder mehr als die Hälfte des Stammumfanges umfasst, wenn das nächst jüngere Blatt hervorspriesst, so kommt, der Hofmeister'schen Regel gemäss, die zweizeilige Blattanordnung zu Stande.

An der primären Achse dagegen beginnt die Blattstellung mit zwei gegenständigen Kotyledonen, auf welche die beiden ersten Laubblätter, den Raumverhältnissen völlig entsprechend, in mehr oder weniger genauer Decussation folgen. Diese veränderte Basis bringt dann auch eine veränderte Blattstellung hervor. Abweichungen von der Symmetrie führen meistens früher oder später zu Spiralstellungen der Hauptreihe, deren Coordinationszahlen von der relativen Grösse der Blattanlagen abhängen; jedoch bleibt bisweilen hier auch die decussirte Blattanordnung erhalten[1]). In ähnlicher Weise ist auch für die Adventivsprosse die veränderte Basis der eine Factor für das Eintreten abweichender Blattstellungsverhältnisse. Ein zweiter Factor liegt aber auch darin, dass die Adventivsprosse gewöhnlich ein üppigeres Wachsthum besitzen, und so das Grössenverhältniss zwischen Blattanlagen und Stammscheitel derart geändert wird, dass die Blattbasen weniger als die Hälfte des Stammumfanges umfassen.

Mit einigen Worten soll hier noch der drei- und vierzeiligen Blattstellung gedacht werden, die mit der distichen die Eigenthümlichkeit gemeinsam hat, dass jedes Blatt gerade über das ihm zunächst stehende untere Blatt fällt. Was zunächst die dreizeilige Blattanordnung betrifft, so ist es nach den Untersuchungen Schumann's[2]) als wahrscheinlich zu erachten, dass eine eigentliche $\frac{1}{3}$-Stellung überhaupt nicht existirt, sondern nur Stellungen in drei „gewundenen Zeilen" zu beobachten sind. Allen Pflanzen, denen eine derartige Blattstellung zukommt, besitzen nach Schumann folgende gemeinschaftliche Besonderheiten: „Erstens haben sämmtliche Blätter scheidige Basen; zweitens sind die Spreiten, wenn sie breit genug sind, um eine genaue Messung zu gestatten, asymmetrisch, dabei liegen die breiteren Blattstücke auf der kathodischen Seite, und drittens fällt die Wendung der Einerzeile mit dem

1) Vergl. Döll, Flora d. Grossherzogth. Baden, II. Band, S. 537.

2) K. Schumann, Die Blattstellungen in gewundenen Zeilen. (Morphologische Studien, Heft I.)

Schraubengang der gewundenen Zeilen zusammen"[1]). Bezüglich des Zustandekommens der Stellung in "gewundenen Zeilen" verweise ich auf die Originalarbeit Schumann's, hier interessirt uns nur das Zustandekommen der betreffenden Divergenz. Es geht aus den Untersuchungen Schumann's hervor, dass, wenigstens bei den hierhergehörigen Monokotylen, die Divergenz von dem Grade der asymmetrischen Ausbildung der Scheidenflügel abhängt. Während bei Pandanus-Arten die Annäherung an die $\frac{1}{3}$-Stellung hervortritt, liefern die verschiedenen Arten von Costus Beispiele für die Annäherung an die $\frac{1}{4}$-, $\frac{1}{5}$- bis $\frac{1}{9}$-Stellung. Ueber die Anschlussverhältnisse der drei- und vierzeiligen Stellungen an die gegebene Basis eines Sprosses sind neuerdings von Schumann[2]) entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Paris und Trillium ausgeführt worden. Sie beweisen ebenso, wie einige von mir an Dikotylen angestellte Beobachtungen, die ich noch in erweiterter Form fortzusetzen gedenke, dass auch hier die Blattstellung von den durch die Basis gegebenen Raum- und Druckverhältnissen abhängt. Doch scheint gerade für diese Fälle ganz besonders der von Schumann ausgesprochene Satz Giltigkeit zu haben, dass "die ursächlichen Bedingungen niemals schablonenhaft betrachtet werden dürfen, sondern jeder Fall für sich studirt und entwickelungsgeschichtlich verfolgt werden muss"[3]).

3. Die decussirte Blattstellung.

Die Schimper-Braun'sche Spiraltheorie suchte bekanntlich auch für die zweigliedrig decussirte Blattstellung sowie für die quirlige Stellung überhaupt eine genetische Spirale zu ermitteln. "Was man Quirle nennt," sagt Alexander Braun in der Wiedergabe von Carl Schimper's Vorträgen[4]), sind abgesetzte, in sich geschlossene Blattstellungscyklen", deren Glieder nicht simultan, sondern in spiraliger Succession gebildet werden. Bei dem Uebergang

1) a. a. O., S. 8.

2) K. Schumann, Spross- und Blüthenentwickelung von Paris und Trillium. (Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellschaft, XI, 1893, S. 153—175.)

3) Schumann, Morphol. Studien, Heft I, S. 54.

4) Flora, XVIII. Jahrg. 1835, S. 161.

vom letzten Blatt des einen Cyklus zum ersten des andern erhält nach dieser Lehre das Maass der Blattstellung einen bestimmten Zusatz, die „proagogische Prosenthese". Ist diese gleich $^1/_2$ des Maasstheiles der Blattstellung innerhalb eines Cyklus, so entsteht die am häufigsten zu beobachtende Alternation der Cyklen [1].

Schon die Brüder Bravais erkannten das Künstliche dieser Lehre und bekämpften sie daher als „opposée à la simplicité de la nature" [2]. Sie fassen die zweigliedrig decussirte Stellung als ein „système bijugué" und die Quirlstellungen überhaupt als „systèmes conjugués" auf, bei welchen zwei oder mehrere Spiralen nebeneinander verlaufen. Diese Spiralen haben bei ihnen aber nicht den Sinn der genetischen Spiralen von Schimper und Braun, sie behaupten vielmehr „la spirale est une ligne fictive, une abstraction de l'esprit par laquelle nous nous rendons compte d'un certain rapport qui enchaine les feuilles voisines" [3].

Chauncey Wright sieht in der Quirlstellung eine zweite Lösung für dasselbe Problem, für welches die Spiralstellung die erste und, wie er meint, vollkommenere Lösung sei. Er sucht daher auch nicht die beiden Stellungen auf eine gemeinsame Grundlage zurückzuführen, sondern hält sie eben für „two fundamental facts in the higher vegetable life, parts of a supernatural plan" [4].

Entwickelungsgeschichtlich hat meines Wissens zuerst N. J. C. Müller [5] den Aufbau der decussirten Blattstellung untersucht. Er fand, dass nach Anlage eines Blattpaares ein „Umsetzen der Richtung des Haupterweiterungsstrebens der Scheitelfläche" in einer zur früheren senkrechten Richtung eintrete, und zwar glaubte er, dass durch das „Beginnen der Dehnung der Blattanlagen in die Breite.... das Wachsthumsstreben der Scheitelfläche derart beeinflusst" werde, „dass die Hauptrichtung dieses Strebens zur vorhergegangenen senk-

1) a. a. O., S. 161—170.

2) L. et A. Bravais, Essai sur la disposition générale des feuilles curvisériées. (Annales des sciences naturelles, II. sér., tom. XII, 1839), p. 17.

3) a. a. O., S. 6.

4) Chauncey Wright, The Uses and Origin of the Arrangements of Leaves in Plants, a. a. O., S. 407.

5) N. J. C. Müller, Das Wachsthum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit decussirter Blattstellung. (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., V. Band, 1866 bis 1867, S. 245 ff.)

recht" verläuft. Die Frage, warum bei gewissen Pflanzen die decussirte, bei anderen spiralige Stellungen u. s. w. zu beobachten sind, kann jedoch nach Müller nicht Gegenstand der Forschung sein, die Stellung ist vielmehr als „eine der Rasse inhärente letzte Eigenschaft"[1]) aufzufassen.

Von Hofmeister werden die Quirlstellungen mit dem Hinweis darauf, dass hier zwei oder mehrere, ungefähr gleich grosse Lücken am Scheitel hervortreten, auf das Princip seiner Anschlusstheorie zurückgeführt. Im Uebrigen wird von ihm sowie von Schwendener bei Betrachtung der decussirten Stellung mehr auf die verschiedenen Verzweigungsverhältnisse Rücksicht genommen.

Delpino, der wie Schimper und Braun an der Realität der genetischen Spirale festhält, kann das Auftreten der decussirten und quirligen Blattstellung nur durch die Zuhülfenahme sehr unwahrscheinlicher Hypothesen mit dieser Annahme vereinigen. Im Wesentlichen sind es wieder die „abgesetzten Cyclen" der Begründer der Spiraltheorie, auf welche die Delpino'sche Lehre der „sviluppi internodali regolari ritmici"[2]) hinausläuft. Was aber die Herbeiziehung der „teoria della moltiplicazione degli organi" anbetrifft, wonach die decussirte Stellung aus der dreizeiligen durch Dédoublement der Blätter einer Orthostiche hervorgehen soll, und der „teoria della defezione di organi, ossia degli aborti", wonach die decussirte aus der $\frac{2}{5}$-Stellung durch Abort der Blätter einer Orthostiche entstehen soll[3]), so gilt hierfür ungefähr dasselbe, was ich schon bei Besprechung der Delpino'schen Erklärungsversuche der zweizeiligen Blattstellung zu sagen hatte.

Auch Nägeli sucht in seiner „Abstammungslehre"[4]) die Quirlstellungen aus spiraligen Blattanordnungen abzuleiten, indem er diese Stellung der Blätter bei den Gefässpflanzen als die ursprüngliche und die quirlige als die phylogenetisch daraus hervorgegangene ansieht. „Durch Differenzirung", sagt er a. a. O.[5]), „werden alter-

1) N. J. C. Müller, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Baumkrone. (Botan. Untersuchungen, I. Band, Heidelberg 1877, S. 444.)

2) Delpino, Teoria generale, a. a. O., S. 297.

3) Vergl. Delpino, „Teoria generale", a. a. O., S. 248 und „Esposizione", a. a. O., S. 231 f.

4) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, München und Leipzig 1884.

5) a. a. O., S. 486.

nirend die einen Internodien sehr stark verkürzt, und zwar zuletzt so sehr, dass sie ganz zu mangeln scheinen, indess die mit ihnen in verschiedener Weise abwechselnden Internodien sich verlängern. Dadurch entsteht die Quirlstellung der Phyllome." Erläuternd fügt Nägeli sogleich hinzu, das er hiermit nicht etwa die Lehre von Schimper und Braun wiederholen wolle, „dass jeder Quirl aus einer den Abständen seiner Blätter entsprechenden Spirale sich gebildet habe, ... und dass der Schritt vom letzten Blatt eines Quirls (Cyclur) zum ersten des folgenden (Cyclarch) durch einen positiven oder negativen Zuschlag (Prosenthese) verändert worden sei." Nach seiner Ansicht sind vielmehr „alle Quirle aus einer ununterbrochenen gleichförmigen Spirale entstanden, deren Blätter gruppenweise zu Quirlen vereinigt blieben, wobei das regelmässige Alterniren der Quirle als mechanische Folge klar vorliegender Ursachen zu deuten ist. Durch diesen Process hat die ursprünglich gleiche Divergenz sowohl innerhalb der Quirle als in dem Uebergang vom Cyclur zum Cyclarch eine nothwendige Veränderung erfahren." Die Divergenzen der ursprünglichen Spiralen berechnet Nägeli, indem er das arithmetische Mittel aus den zu beobachtenden Divergenzen bildet. So erhält er für die zweizähligen Quirle die Divergenz der erzeugenden Spirale

$$= (\tfrac{1}{2} + \tfrac{1}{4}) \cdot \tfrac{1}{2} = \tfrac{3}{8} = 135^{\circ}.$$

Für die mehrgliedrigen Quirle wird er, je nachdem er von dem letzten Blatt eines Quirls zu dem einen oder andern Blatt des folgenden Quirls übergeht, auf mehrere im Allgemeinen gleichberechtigte Divergenzen der erzeugenden Spirale geführt. Den „ursächlichen Vorgang" bei diesen Uebergängen erklärt Nägeli folgendermassen: „Im Idioplasma bildet sich eine neue Anlage, vermöge welcher statt der ununterbrochenen Spirale nun die betreffende Quirlstellung sich entfaltet. Ist die Blätterzahl der Quirle nicht constant, variiren beispielsweise bei der nämlichen Pflanze vier-, fünf- und sechszählige Quirle, so werden vermöge der idioplasmatischen Anlage unbestimmt grosse Abschnitte der ursprünglichen Spirale (nämlich je 4—6 Blätter) zu Quirlen, und es hängt dann von verschiedenen inneren und äusseren Ursachen ab, ob die eine oder andere Zahl sich verwirkliche. So sehen wir nicht selten, dass mit dem Stärkerwerden des Cauloms die Blätterzahl der Quirle sich erhöht. Bei der phylogenetischen Fortbildung des Idioplasmas können die Anlagen sich dann so ändern,

dass die quirlbildenden Abschnitte der ursprünglichen Spirale grösser oder kleiner, und dass sie numerisch mehr und mehr bestimmt werden[1])". Bezüglich der Verschiebungen der Blätter in horizontaler Richtung, welche eintreten müsste, wenn eine continuirliche Spirale in Stücke zerfällt, die sich zu alternirenden Quirlen gestalten, bemerkt Nägeli, dass diese „nicht etwa durch eigentlichen Druck bewirkte Verrückungen, sondern die Folgen ungleichen Wachsthums"[2]) seien. Jedoch erblickt er in allen diesen Umänderungen einen phylogenetischen und nicht etwa einen ontogenetischen Process. „Somit sind auch die in den jüngsten Zuständen schon vorhandenen spiraligen und cyklischen Stellungen verwandter Pflanzen als erbliche und demnach als phylogenetische zu betrachten"[3]).

Durch die neueren Studien Schumann's sind bezüglich der decussirten Blattanordnung auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen im Wesentlichen schon von N. I. C. Müller gemachte Beobachtungen erweitert und näher präcisirt worden. „Dehnt sich," heisst es bei Schumann[4]), „das Primord nach Anlage der Primärblätter, einer Verbreiterung der Basen derselben entsprechend, in radialer Richtung, und gewinnt es wiederum die Form, welche im Querschnitt eine Ellipse giebt, so entsteht die decussirte Blattfolge." Es entspricht dies vollständig der auch sonst von Schumann gemachten Beobachtung, dass „die elliptische Form des Vegetationskegels stets die Anlage zweier Blätter in den Enden der langen Achse bedingt"[5]). Da gegen diese Anschauung der Einwurf erhoben worden ist, dass Ursache und Wirkung im Schumann'schen Sinne vertauscht werden könnten, kommt dieser Forscher in seinen „Morphologischen Studien" noch einmal auf die Ursache der Decussation zu sprechen. In klarer Weise stellt er seinen Standpunkt in den folgenden Worten fest: „Von der Anlage eines Phylloms kann erst gesprochen werden, wenn die darauf hinzielenden Zelltheilungen an bestimmten Stellen des Periblems eintreten. Die Umgestaltung des Vegetationskegels zu einer Ellipsoidkappe vollzieht sich aber durch eine Wachsthumszunahme, deren Energie nicht in

1) a. a. O., S. 492.
2) a. a. O., S. 493.
3) a. a. O., S. 495.
4) K. Schumann, Blüthenanschluss, S. 501.
5) a. a. O., S. 502.

zwei localisirten Punkten das Maximum erreicht, sondern dadurch, dass der Vegetationspunkt zunächst der Hauptwachsthumsrichtung in der Basis des letzten Blätterpaares folgen muss. Wäre das Auftreten jenes Blätterpaares das zeitliche Primäre, durch dessen Entwickelung die Dehnung in der Richtung seiner Mediane und somit die Transformation der Achse zu einem im Querschnitt elliptischen Gebilde erfolgte, so würde Ursache und Wirkung umgestellt werden müssen; so aber lehrt die Beobachtung, dass durch die Transformation in successiv zwei auf einander senkrechten Richtungen immer erst der Platz geschaffen wird, in den unter Wahrung einer indifferenten, d. h. für Neubildungen unfähigen Zone am Scheitel, die Phyllompaare eintreten[1]).“

Diesen Auseinandersetzungen Schumann's kann ich im Allgemeinen vollkommen zustimmen. Nur durchbricht nach meiner Meinung Schumann das mechanische Princip, wenn er von einer „für Neubildungen unfähigen Zone am Scheitel“ spricht. Es muss vielmehr, wie dies schon Schwendener[2]) hervorgehoben hat, jeder Punkt des Scheitelumfangs für gleich fähig zur Anlage neuer Organe erachtet werden, und wenn in gewissen Längsregionen des Stammes keine Organe gebildet werden, so hat das eben in den Druckverhältnissen, aber nicht in der localen Unfähigkeit dieser Regionen seinen Grund. Dass sich hier in der Vorstellung Schumann's noch ein Rest von dem Braun'schen „Grundplan“ vorfinden mag, scheint mir auch der Schlusssatz der Einleitung seiner „Morphologischen Studien“ zu bestätigen. „Dass gerade,“ heisst es hier, „die zur Bildung eines bestimmten Blattarrangements nothwendigen Räume in genau der bestimmten Grösse und genau derselben Wiederholung geschaffen werden, ist für unsern Verstand heute ebenso unfassbar, wie alle die Erscheinungen, welche durch die complexen Actionen der Inhärenz hervorgerufen werden“[3]). Ich verstehe sehr wohl, was hiermit Schumann ausdrücken will, dass nämlich die für das Zustandekommen einer bestimmten Blattstellung so wichtigen Form- und Grössenverhältnisse der Contactorgane als gegeben, d. h. als vorläufig nicht weiter zu erklären, angenommen werden müssen;

---

1) K. Schumann, Morphologische Studien, Heft I, Leipzig 1892, S. VII und VIII.

2) S. Schwendener, Mechan. Theorie d. Blattst., S. 46.

3) Schumann, a. a. O., S. X.

doch scheint mir aus seiner Darstellung nicht scharf genug der principielle Gegensatz der Anschlusstheorie gegenüber der alten idealistischen Auffassung hervorzutreten, wonach eine bestimmte Blattstellung für die Pflanze nicht als ein „Ziel", sondern als eine mehr oder weniger zufällige „mechanische Folge" anzusehen ist.

Die sehr gründlichen Untersuchungen, die Ludwig Koch in der jüngst erschienenen, mehrfach citirten Abhandlung über die Entwickelung der Blätter am Stammscheitel veröffentlicht hat, bestätigen bezüglich der decussirten Blattstellung einerseits die Beobachtungen Schumann's, andererseits macht Koch auf einen bisher noch nicht hervorgehobenen Gegensatz in der Form des Stammscheitels zwischen Pflanzen mit quirliger und spiraliger Blattanordnung aufmerksam[1]). Er findet nämlich als Ergebniss seiner Studien, dass bei Pflanzen mit decussirter und wahrscheinlich Quirlstellung überhaupt der Vegetationspunkt meistens eine „flache Form" zeigt, während die Pflanzen mit Spiralstellung der Blätter einen „mehr oder minder hohen kegelförmigen Vegetationspunkt" besitzen. Jedoch fänden sich bei einigen Pflanzen mit decussirter Blattanordnung auch Scheitelflächen, die „mehr und mehr der Kegelform Platz machen. Die Blattpaare entstehen dann mehr seitlich, sie ziehen indessen von dem zwischen ihnen befindlichen, an sich schon nicht hohen Kegel, Theile in ihren Bildungsheerd hinein, so dass zu gewissen Stadien der Kegel reducirt und das Blattpaar seinem Scheitel sehr nahe gerückt ist." Wenn diese Angaben Koch's sich mit meinen eigenen Beobachtungen wohl vereinigen lassen, so kann ich mich doch mit seinen hieraus gezogenen principiellen Schlüssen keineswegs einverstanden erklären. Er glaubt als „Ursache" der Decussation „innere Wachsthumsvorgänge, als deren Ausdruck ja die äussere Form betrachtet werden kann," annehmen zu müssen, also eine „Wachsthumstendenz auf Grund specifischer Eigenschaften der Substanz des Vegetationspunktes im Allgemeinen oder der Energiden, also des vom Zellkern beherrschten Plasmas im Besonderen." Sodann bemerkt er über die von Schumann vertretene mechanische Auffassung, dass in dessen Angaben „die Wachsthumstendenz der Substanz der Sprossspitze, die, wie die bei spiraligen und decussirten Blattsystemen unterschiedlichen, für den betreffenden Fall sich aber

---

2) Ludwig Koch in Pringsheim's Jahrb., XXV. Band, 1893, S. 474 f.

in ganz bestimmter Folge vollziehenden Gestaltungsvorgänge am Sprossscheitel und ebenso die Wiederkehr dieser, sowie an sich unbedeutender Formeigenheiten des primären Vegetationspunktes am secundären lehren, doch wohl erblicher Natur sein muss, allzusehr zu Gunsten einer rein mechanischen Erklärung in den Hintergrund geschoben" sei. Die Hauptsache eines Gusses sei die Form. Deren Herstellung würde nach Schumann der Nachbarschaft, also den Blättern und Theilen der Mutterachse zufallen. Aber „diese müssen," fährt Koch fort, „wenn nicht das Product, was doch nicht anzunehmen ist, total willkürlich ausfallen soll, in Wachsthumsvorgänge eintreten, die man sich schwerlich anders als specifische, erblich fixirte vorstellen kann. Nimmt man solche aber überhaupt erst einmal an, so liegt es doch näher, mit ihnen das entstehende Gebilde auszustatten[1])."

Die Anschauungen Koch's laufen also im Wesentlichen auf die Anerkennung des Braun'schen „Grundplanes" hinaus. Hier wie dort erscheint die Blattstellung einer Pflanze als etwas Gegebenes, das nicht weiter erklärt werden kann. Wie sich aber mit dieser Auffassung die im vorigen Capitel der vorliegenden Arbeit besprochene, verhältnissmässig häufig zu beobachtende Aenderung des Blattstellungstypus an Adventivsprossen sowie der für gewisse Pflanzen characteristische Wechsel zwischen Quirl- und Spiralstellung, auf den ich noch weiter unten näher eingehen werde, vereinigen lässt, ist mir unverständlich. Gerade die bei Aenderung von mechanischen Factoren auch eintretende Aenderung der Blattstellung scheint mir vielmehr darauf hinzuweisen, dass die bei einer Pflanze zu beobachtende Blattstellung nicht durch eine „innere Wachsthumstendenz" erklärt werden kann.

Meine eigenen Untersuchungen über die Anlage der Blätter am Stammscheitel von Pflanzen mit decussirter Blattstellung führten mich zu dem Ergebniss, dass die Blattanlagen dieser Pflanzen die gemeinsame mehr oder weniger stark hervortretende Eigenthümlichkeit besitzen, sich sehr frühzeitig vorwiegend in die Dicke, d. h. also in radialer Richtung in Bezug auf den Stammscheitel, zu entwickeln. In sehr extremer Weise zeigen dies z. B. die jugendlichen Axillarknospen von Vinca minor, die in den Achseln von noch in der

---

1) Ludwig Koch, a. a. O., S. 476 u. 477.

Knospenlage befindlichen jungen Blättern hervorspriessen (vergl. Fig. 10, Taf. XIII). Hier differenziren sich an den beiden Enden der grossen Achse des elliptisch gestalteten Knospenscheitels zwei laterale Vorblätter, die bald fast den ganzen Scheitel einnehmen, so dass in einem gewissen Entwickelungszustand der Vegetationspunkt nur sehr klein ist. In einem weiteren Stadium zeigt dann der Scheitel wiederum die Form einer Ellipse, deren grosse Achse jetzt in die Richtung der Mediane des Blattwinkels fällt. Auch die beiden an ihren Enden hervorspriessenden Blätter zeigen ein starkes Wachsthum in radialer Richtung, so dass der Scheitel fast ganz in ihren Insertionsflächen aufgeht. Diese Transformation der Wachsthumsrichtung wiederholt sich nun in regelmässiger Weise. Dass dieselbe eine einfache Folge der am Stammscheitel herrschenden Druckverhältnisse ist, kann doch hier kaum einem Zweifel unterliegen. Gerade so wie das in dem Blattwinkel entstehende Primordium wegen der zwischen Stamm und Tragblatt eingekeilten Lage aus mechanischen Gründen die elliptische Form erhält, muss auch in dem folgenden Entwickelungszustand der Stammscheitel bei ringsum gleicher Wachsthumstendenz, da er bei seinem Erweiterungsstreben besonders auf den Widerstand der lateralen Vorblätter stösst, eine in medianer Richtung gestreckte Form annehmen. Und analoge Verhältnisse kehren bei jedem weiteren Entwickelungsstadium wieder. Dieser Argumentation könnte vielleicht entgegengehalten werden, dass die Druckverhältnisse doch auch bei Pflanzen mit spiraliger Blattstellung wohl in dem Falle dieselben seien, wo die ersten Blätter decussirt stehen und sich die spiralige Blattfolge erst später entwickelt, und dass daher doch wohl erbliche Wachsthumstendenzen mitspielen müssten, die hier die spiralige, dort den Fortbestand der decussirten Blattstellung bedingen. Dem gegenüber ist hervorzuheben, dass das Zustandekommen von Spiralstellungen stets das Auftreten von Asymmetrien voraussetzt, die hier weniger zum Ausdruck kommen. Die Pflanzen mit decussirter Blattstellung gehören im Allgemeinen zu denjenigen Gewächsen, bei denen die Axillartriebe weder unter sehr spitzem Winkel noch in sehr sperriger Weise hervorbrechen, sie stehen in dieser Beziehung also zwischen den Pflanzen mit regelmässig vorn- und hintanschliessender Spiralstellung, und sind daher die Axillarknospen bei ihnen auf Stamm- und Tragblattseite ungefähr gleichen Druckverhältnissen ausgesetzt. Auch seitliche Asymmetrien

sind bei ihnen wenig oder gar nicht hervortretend, und die geringen Unregelmässigkeiten, die thatsächlich auch hier zu beobachten sind, werden durch das eigenthümliche Bestreben der Blattanlagen, frühzeitig in die Dicke zu wachsen, bald ausgeglichen, während sie bei Pflanzen mit vorwiegend spiraliger Blattanordnung, bei deren Blattanlagen ein gleiches Streben nicht besteht, ein etwa bis dahin erhaltenes decussirtes Blattarrangement zu erschüttern im Stande wären. Auch dürfte die von Koch für viele Pflanzen mit decussirter Blattstellung nachgewiesene flache Form des Stammscheitels in dieser Richtung mitspielen. Dass im Allgemeinen bei den Gewächsen mit spiraliger Blattfolge seitliche Asymmetrien überhaupt in stärkerem Maasse zur Ausbildung kommen können, ist durchaus verständlich, da bei ihnen die beiden Hälften jedes Blattes schon während der Knospenlage nothwendig eine etwas ungleichmässige Ausbildung erlangen müssen. Diejenige Art der Asymmetrie vollends, die von der Wendung der Spirale des Muttersprosses abhängt, auf die ich zuerst in meiner schon citirten Arbeit aus dem Jahre 1889 hinwies, und die, wie ich in der Mittheilung von 1891 zeigte, für die vegetative Verzweigung vieler Coniferen von grösserer Bedeutung ist, sich aber auch nach den Untersuchungen Schumann's in der Blüthenregion häufig findet und von diesem Forscher mit der kurzen Bezeichnung „Contact der Oberblätter"[1]) belegt worden ist, kann naturgemäss für Pflanzen mit decussirter Blattstellung überhaupt nicht zur Wirkung kommen.

Die entwickelten Anschauungen stützen sich auf Beobachtungen an folgenden Pflanzen, die ich in der Reihenfolge der Deutlichkeit, mit der die geschilderten Verhältnisse bei ihnen hervortraten, aufführe:

Vinca minor (vergl. Fig. 10 u. 11, Taf. XIII), Sambucus nigra, Syringa vulgaris, Philadelphus coronarius, Aesculus Hippocastanum, Acer Pseudoplatanus, A. platanoides, A. dasycarpum, Euphorbia Lathyris, Thuja occidentalis, Salvia officinalis, Lychnis chalcedonica und Dianthus plumarius.

In Bezug auf die zuletzt angeführten Pflanzen möchte ich noch bemerken, dass die an Salvia angestellten Untersuchungen mich

---

1) K. Schumann, Blüthenanschluss, S. 21.

davon überzeugt haben, dass die vierkantige Form des Stengels, die bei den Labiaten und einigen anderen Pflanzen mit decussirter Blattstellung zu beobachten ist, als eine Folge und nicht sowohl, wie vermuthet werden könnte, als eine Ursache der Decussation aufzufassen ist, da am Stammscheitel noch nichts von Rippenbildung zu bemerken ist, dieser sich vielmehr durchaus ebenso verhält, wie die Stammscheitel anderer Gewächse mit decussirter Blattfolge, welche der Kantenbildung entbehren. Dasselbe gilt für die Verwachsung der Basaltheile der Blattpaare, die bei den Cariophyllaceen und anderen Pflanzen, so besonders auffallend bei Dipsacus hervortreten. Diese Verwachsung kann wohl als ein Band angesehen werden, durch welches die Glieder eines Wirtels bei Streckung der Internodien zusammengehalten werden, jedoch wird die Blattstellung als solche durch sie nicht bedingt. Dies beweist u. A. auch die Thatsache, dass die Verwachsungen der Basen benachbarter Blätter auch bei gelegentlich vorkommenden Spiralstellungen der Blätter eintreten, wo sie dann bekanntlich zu „Zwangsdrehungen" Veranlassung geben. Ich verweise in Bezug auf diese Frage auf die „Monographie der Zwangsdrehungen" von de Vries[1]), in der alle bisher bekannt gewordenen Fälle dieser Art zusammengestellt sind.

Eine besondere Betrachtung verdienen ferner noch die Axillarknospen von Fraxinus excelsior und Salix purpurea. Ersterer Baum ist bekanntlich durch das Vorhandensein von Beiknospen ausgezeichnet. Ausserdem zeigt die primäre Axillarknospe die zunächst überraschende Eigenthümlichkeit, fast rechtwinkelig zur Hauptachse hervorzuspriessen. Dass in der That dem entsprechend anfänglich auf der Tragblattseite ein grösserer Druck herrscht, wird durch das Verwachsen der Blattbasen auf der Stammseite bewiesen, während dieselben auf der dem Tragblatte zugekehrten Seite frei bleiben (vergl. Fig. 12, Taf. XIII). Doch tritt schon frühzeitig eine Erweiterung des Blattgrundes auf dieser Seite ein, so dass bei Anlage der in die Mediane fallenden Blätter eine Druckverschiedenheit zwischen Stamm und Tragblatt trotz der sperrigen Verzweigung nicht vorhanden sein dürfte. In dem erweiterten Blattgrunde erhebt sich dann bald eine Beiknospe, welche die normale decussirte Blattanordnung zeigt.

---

1) Hugo de Vries, Monographie der Zwangsdrehungen. (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, XXIII. Band, 1892, S. 13—206.)

Die Axillarknospen von Salix purpurea besitzen wie alle Weidenarten zwei zu einer Scheide verwachsene laterale Vorblätter, auf die dann das nächste Blattpaar in gleichfalls lateraler Stellung folgt. Diese eigenthümliche Anordnung, die sich übrigens auch bei einigen Weidenarten mit spiraliger Blattstellung wiederfindet, dürfte wohl durch die besondere Form der ringartigen Vorblattscheide hervorgerufen werden; jedoch konnte ich bisher nicht geeignete Entwickelungsstadien studiren, um die zur Zeit der Anlage herrschenden Druckverhältnisse sicher übersehen zu können. Die folgenden Blätter ordnen sich dann in regelmässiger Decussation.

Es mögen an dieser Stelle noch zwei Einzelbeobachtungen eine Besprechung finden, die mir als Beweise dafür, dass veränderte Factoren auch eine veränderte Blattstellung bedingen, zu gelten scheinen. Ein Axillarspross einer von mir im Zimmer cultivirten Fuchsia macrostyla hort., der ein verhältnissmässig geiles Wachsthum zeigte, da die Pflanze während des Winters an einem ziemlich dunkeln Orte stand, fiel mir durch das Vorhandensein einer zerstreuten Blattanordnung auf. Die Untersuchung zeigte, dass sein Tragblatt sehr bedeutend in der Richtung von rechts-unten nach links-oben schief inserirt war und dem entsprechend schon das rechtsstehende Primordialblatt etwas tiefer inserirt war. Die folgenden beiden, normal in die Mediane fallenden Blätter standen gleichfalls deutlich nach rechts genähert, ihre Insertionshöhe war noch fast gleich, während zwischen je zwei weiteren Blättern ein längeres Internodium entwickelt war. Es folgte dann das fünfte Blatt linkshinten, das sechste rechts, das siebente links-vorn u. s. w. in ziemlich regelmässiger rechtsläufiger Spirale mit annähernd $\frac{2}{5}$-Divergenz.

Der zweite Fall betrifft einen monströsen Sämling von Obione sibirica, der nur ein Kotyledon besass. Während an den normalen Sämlingen auf die beiden Kotyledonen die Laubblätter in decussirter Stellung folgen, waren an dem monströsen Sämling die Blätter in ziemlich regelmässiger $\frac{2}{5}$-Spirale angeordnet.

4. Die mehrgliedrig quirlige Blattstellung.

Die über mehrgliedrig quirlige Blattstellung handelnde Literatur ist schon im vorigen Abschnitt mitberücksichtigt worden.

Nach meinen eigenen Beobachtungen scheint mir der Schluss berechtigt zu sein, dass auch für die hierhergehörigen Pflanzen es als eine gemeinschaftliche Eigenthümlichkeit anzusehen ist, dass die Blattanlagen ein relativ starkes radiales Wachsthumsbestreben besitzen. Die Gliederzahl der Quirle ist einerseits von der relativen Grösse der Blattanlagen abhänging, andererseits aber auch durch die Formverhältnisse der Basis bedingt.

Ein instructives Beispiel hierfür liefert Nerium Oleander. Die Axillarknospen spriessen bei diesem Strauch unter ziemlich spitzem Winkel hervor, so dass offenbar auf der Tragblattseite der geringere Druck auf die Knospe ausgeübt wird[1]). Dem entsprechend erscheinen die beiden lateralen Vorblätter dem Tragblatte genähert; bei ihrem stark ausgesprochenen Dickenwachsthum nehmen sie in einem bestimmten Entwickelungszustand fast die ganze Scheitelfläche der jugendlichen Knospe ein (vergl. Fig. 13, Taf. XIII). Bei dem Erweiterungsstreben des Vegetationspunktes klaffen sie dann, ihrer nach dem Tragblatt zu convergirenden Stellung entsprechend, nach dem Stamm zu auseinander, so dass der Scheitel eine dreieckige Form erhält. In den Ecken des Dreiecks erheben sich alsbald neue Blattanlagen, die bei ihrem radialen Wachsthumsstreben wiederum die Scheitelfläche fast ganz in sich aufgehen lassen (vergl. Fig. 14, Taf. XIV). In einem folgenden Entwickelungsstadium dienen dann diese drei Blätter, von denen das unpaare also dem Tragblatte zugewandt ist, als Contactorgane für den sich erweiternden Stammscheitel. Dieser muss naturgemäss wieder die Form eines regulären Dreiecks annehmen, doch ist die in die Mediane fallende Ecke diesmal nach der Stammseite gerichtet. In derselben Weise schliessen sich dann die folgenden Quirle in regelmässiger Alternanz an.

Im Wesentlichen gleiche Verhältnisse beobachtete ich auch an Catalpa Kaempferi. Bei anderen Arten des Trompetenbaums findet sich neben der dreigliedrigen auch die zweigliedrig decussirte Blattstellung.

Die entgegengesetzte Orientirung des ersten dreigliedrigen Quirls zeigen unter anderen die Coniferen mit dreizähliger Wirtelstellung. Bei diesen treten die Axillarsprosse bekanntlich[2]) fast rechtwinklig

---

1) Vergl. Schwendener, Mechan. Theorie d. Blattst., S. 101 u. 102.

2) Vergl. Schwendener, a. a. O., S. 102.

zum Hauptstamm hervor. Hierdurch wird, wie ich an Juniperus alpina näher studirte, eine Convergenz der Vorblätter nach der Stammseite bedingt, die ihrerseits die angegebene Stellung des ersten dreigliedrigen Quirls veranlasst. Auch Juniperus communis und J. Virginiana zeigen das gleiche Verhalten, letztere besitzt aber auch Axillarsprosse mit zweigliedrig decussirter Stellung, bei denen die Primordialblätter dann auch nur wenig nach der Stammseite convergiren. Die Sämlinge von Juniperus besitzen gewöhnlich vier Kotyledonen und dementsprechend auch viergliedrige Blattquirle.

Bei Cupressus Lawsoniana beginnen die Sämlinge mit zwei Kotyledonen, auf die, durch ein meist sehr kurzes Internodium getrennt, in regelmässiger Decussation zwei Primordialblätter folgen, an die sich dann die weiteren nadelartigen Sämlingsblätter in viergliedrigen Quirlen anschliessen[1]). Ihre ersten Axillarsprosse besitzen gewöhnlich noch den Sämlingsblättern gleichgestaltete Blätter; diese stehen anfangs decussirt, dann aber kommt in verschiedenen Uebergängen eine dreigliedrige Quirlstellung zu Stande. An den Axillarzweigen mit dorsiventralem Bau und den ihnen eigenen schuppenförmigen Blättern findet sich dagegen nur die decussirte Anordnung.

Einen eigenthümlichen Anschluss zeigen die dreigliedrigen Quirle an den Axillarsprossen von Elodea canadensis. Das Tragblatt ist hier gegen die durch Stamm und Knospe zu legende Mediane meist ziemlich beträchtlich verschoben. In dem in Fig. 15, Taf. XIV dargestellten Falle wich das Tragblatt um ca. 8° nach links ab. Hiermit in Uebereinstimmung war das rechte Primordialblatt 0 tiefer inserirt und das auf die lateralen Vorblätter folgende, im Allgemeinen median gestellte Blattpaar 1 und 1′ nach rechts genähert. Die Blätter 2 und 2′ stehen wieder lateral, während die Blätter 3 und 3′, entgegen den Blättern 1 und 1′, nach links convergiren. Sodann folgt der erste dreigliedrige Quirl, von dem, der Stellung der Blätter 3 und 3′ entsprechend, ein Glied nach links und zwei Glieder nach rechts gerichtet sind. Die weiteren Blätter schliessen dann in regelmässiger Alternation an. In allen unter-

1) Das gleiche Verhalten zeigen nach den Brüdern Bravais auch Juniperus lycia und Cupressus thuioides; vergl. L. et A. Bravais, Essai sur la disposition générale des feuilles rectiseriées (Ann. d. sc. nat., II. sér., t. XII, 1839), p. 25.

suchten Fällen fand ich, dass dem ersten dreigliedrigen Quirl 8 in der beschriebenen Weise gestellte Blätter vorangingen.

Bei Sedum maximum und verwandten Arten findet man in ziemlich gleicher Häufigkeit decussirte, spiralige und dreigliedrig quirlige Blattanordnung. Die Untersuchung ergab, dass die veränderliche Stellung von der Veränderlichkeit der bedingenden Factoren abhänge. Ist der Blattwinkel symmetrisch gebildet und der Druck auf Stamm- und Tragblattseite ungefähr gleich, so ergiebt sich die decussirte Stellung (vergl. Fig. 16, Taf. XIV). Wenn dagegen der Druck auf der Stammseite überwiegt, so folgt auf die beiden lateralen Vorblätter ein einzelnes dem Tragblatte zugekehrtes Blatt und sodann ein dreigliedriger Blattquirl, dessen unpaares Blatt auf die Stammseite fällt (vergl. Fig. 17, Taf. XIV). Zeigt der Blattwinkel eine Asymmetrie, so kommt, wie aus Fig. 18, Taf. XIV ersichtlich, eine spiralige Anordnung zu Stande.

Sehr wechselnd in der Blattstellung ist ferner Banksia integrifolia. Schon Alph. de Candolle sagt im Prodromus über ihre Blattanordnung „foliis verticillatis vel passim sparsis" und „verticillis 4—5-phyllis" [1]). Am häufigsten beobachtete ich vier- und fünfgliedrige Quirle und Spiralstellungen mit höheren Divergenzen ($\frac{5}{13}$ und $\frac{8}{21}$), seltener drei-gliedrige Quirlstellung. Im Allgemeinen zeigen die Axillarknospen mehr oder weniger dem Tragblatt zu genäherte transversale Vorblätter, auf die dann meist vier, seltener drei im Quirl oder, bei asymmetrischer Bildung des Blattwinkels, spiralig angeordnete Elemente folgen. Sind es drei Glieder, so fällt das unpaare, wie bei Nerium, auf die Tragblattseite, sind es deren vier, so kommen zwei auf der Stamm- und zwei auf der Tragblattseite zu stehen (vergl. Fig. 19, Taf. XIV). Auf diese folgen dann entweder dauernd viergliedrige Quirle in regelmässiger Alternation, oder es treten die auf die Stammseite fallenden Blätter des viergliedrigen Quirls bei der Erweiterung des Scheitels mehr auseinander und bieten so für zwei Elemente Raum, wodurch dann die fünfgliedrige Quirlstellung eingeleitet ist (vergl. Fig. 20, Taf. XIV). Die Zahl der angelegten Elemente ist um so grösser, je kräftiger die Knospe ist; die dreigliedrige Quirlstellung findet sich daher nur an relativ dünnen Aesten.

---

1) Alph. de Candolle, Prodromus, pars XIV, Parisiis 1856—57, p. 456 bis 457.

In ähnlicher Weise findet man an kräftigen Trieben von Philadelphus, Sambucus u. A. bisweilen Uebergänge zur dreigliedrigen Quirlstellung.

IV. Zusammenfassung.

Die leitenden Gedanken und allgemeinen Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung mögen im Folgenden kurz zusammengefasst werden.

Da der mechanischen Blattstellungslehre von verschiedenen Seiten der Vorwurf gemacht worden ist, dass sie das Auftreten der einzelnen Stellungstypen, insbesondere der quirligen neben der spiraligen Blattstellung, nicht genügend zu begründen vermöge, so hielt ich eine erneute Erörterung dieser Frage für geboten.

Dass einer bestimmten Pflanzenart im Allgemeinen auch eine bestimmte Blattstellungsart zukommt, hat nach der mechanischen Theorie lediglich darin seinen Grund, dass die bedingenden morphologischen Factoren für ein und dieselbe Species im Allgemeinen die gleichen bleiben. Die Gegner dieser Auffassung erblicken hingegen in der Blattstellung selbst eine für jede Art nach den Regeln der Vererbung fixirte Erscheinung. Hat die mechanische Theorie Recht, so muss in Fällen, in denen einer oder mehrere der grundlegenden Factoren sich ändern, auch eine entsprechende Aenderung in der Anordnung der Blätter eintreten, während nach der gegnerischen Auffassung auch dann die Pflanze ihre ererbte Blattstellung beibehalten müsste.

Untersuchungen an Adventivsprossen entschieden durchaus zu Gunsten der mechanischen Betrachtungsweise. Besonders beweisen die auf experimenteller Grundlage beruhenden Beobachtungen auf das bestimmteste, dass die Stellung der ersten Blätter an den Adventivknospen nur von mechanischen Factoren abhängig ist. Auch zeigte sich, dass an den adventiven Zweigen keineswegs nothwendig oder auch nur gewöhnlich derjenige Blattstellungstypus zu Stande kommt, der sich an den Axillartrieben der betreffenden Pflanzen findet, so dass also die Blattstellung als solche nicht als eine ererbte Eigenschaft der Species angesehen werden kann.

Es wurde dann der Versuch gemacht, die mechanisch wirksamen Factoren für das Zustandekommen der hauptsächlichen Blattstellungstypen zu ermitteln.

Die eigentlichen Spiralstellungen setzen stets eine Asymmetrie voraus, die entweder schon in der gegebenen Basis der betreffenden Achse vorhanden ist oder in ihrer weiteren Entwickelung in Wirksamkeit tritt. Ausserdem muss die Ausgestaltung der jugendlichen Blattbasen im Allgemeinen der Art sein, dass das Dicken- und Breitenwachsthum derselben ein gewisses Maass nicht überschreitet.

Wachsen dagegen die Blattanlagen frühzeitig vorwiegend in die Breite d. h. in tangentialer Richtung zum Stammscheitel, so dass sie mehr als die Hälfte desselben umfassen, bevor das folgende Blatt hervorspriesst, so bedingen sie bei symmetrischer Ausbildung der beiden Blatthälften eine zweizeilige Blattanordnung.

Findet andererseits das Wachsthum der jugendlichen Blattanlagen vorwiegend in die Dicke d. h. in radialer Richtung zum Stammscheitel statt, so kommen im Allgemeinen Stellungen in Blattpaaren und Quirlen zu Stande. Die Zahl der Glieder jedes Quirls ist von der relativen Grösse der Blattanlagen sowie von den mechanischen Verhältnissen der Basis abhängig. So setzt die zweigliedrige Decussation an Axillarsprossen verhältnissmässig grosse Blattanlagen und im Allgemeinen gleiche Druckverhältnisse auf der Stamm- und Tragblattseite des Blattwinkels voraus.

Figuren-Erklärung.

Tafel XIII.

Fig. 1, 3, 4 und 5. Zur Veranschaulichung der Schnittführungen zur Entfernung der Axillarknospen (vergl. S. 240 f.); *SS'* bezw. S_1C und S_2C Schnittrichtung, *CA* Wachsthumsrichtung der Adventivknospen.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Adventivknospe von Salix alba var. vitellina; *W* wulstartige Erhebung im Wundparenchym. Vergr. $\frac{35}{1}$.

Fig. 6. Schematisirter Querschnitt durch eine Axillarknospe mit vornanschliessender Spiralstellung der Hauptreihe.

Fig. 7, 8 und 9. Schema der $\frac{2}{5}$-, $\frac{5}{13}$- und $\frac{2}{7}$-Stellung, in Projection auf eine zur Achse senkrechte Ebene.

Fig. 10. Querschnitt durch ein jüngeres Blattpaar von Vinca minor mit jugendlichen Axillarknospen. Vergr. $\frac{35}{1}$.

Fig. [illegible]. [illegible] Schnitt durch [illegible] liegt über dem Stammscheitel gefällt. Vergr. [illegible].

Fig. 12. Querschnitt durch einen Blattwinkel von Fraxinus excelsior mit zwei Axillarknospen. Vergr. [illegible].

Fig. 13. Querschnitt durch einen jüngeren Blattquirl von Nerium Oleander mit regelmäßigen Axillarknospen. Vergr. [illegible].

Tafel XIV.

Fig. 14. Querschnitt durch eine junge Axillarknospe von Nerium Oleander. Vergr. $\frac{45}{1}$.

Fig. 15. Querschnitt durch einen Blattwinkel von Elodea canadensis mit einer Axillarknospe. Vergr. $\frac{35}{1}$.

Fig. 16, 17 und 18. Querschnitte durch Axillarknospen von Sedum maximum mit Uebergängen zu decussirter, dreigliedrig-quirliger und spiraliger Blattstellung. Vergr. $\frac{36}{1}$.

Fig. 19 und 20. Querschnitte durch Axillarknospen von Banksia integrifolia mit Uebergängen zu vier- und fünfgliedriger Quirlstellung. Vergr. $\frac{35}{1}$ und $\frac{24}{1}$.



Die Polytomeen,

eine morphologisch-entwickelungsgeschichtliche Studie.

Von

Raoul Francé in Budapest.

Mit Tafel XV—XVIII und 12 Textfiguren.

Einleitung.

Wenn in Folgendem die monographische Bearbeitung einer in neuerer Zeit etwas vernachlässigten Algengruppe versucht wird, so geschieht dies auf Grund von vor einigen Jahren begonnener und seitdem fortgesetzter Studien, mit deren Abschluss sich jedoch zugleich die Nothwendigkeit einer naturgemässeren Gliederung der Volvocaceen ergab.

Es sei an dieser Stelle vorgreifend eine kurze Uebersicht der bisherigen systematischen Eintheilung der Gruppe der Volvocaceae eingeschaltet.

Die für das Verständniss der sexuellen Lebensprocesse der Pflanzenwelt, speciell jedoch des Befruchtungsvorganges so hochwichtige Gruppe der Volvocaceen bildete von jeher ein Chaos, in welches, sowohl von Seiten der Botaniker, als auch der sich mit diesen Formen befassenden Zoologen, alle jene Wesen zusammengewürfelt wurden, welche in anderen Gruppen gar nicht oder nur schwierig untergebracht werden konnten. Ohne mich nun an dieser Stelle mit der näheren Begründung dieser Behauptung durch Berufung auf die Systeme älterer Autoren einzulassen, genügt es mir vorläufig zu erwähnen, dass die verschiedenen Ansichten in dem

neuen Systeme von O. Bütschli[1]) prägnant zum Ausdruck gelangten, da dieser Autor in seinem allgemein angenommenen, wenn auch von ihm selbst nur für provisorisch erklärtem Mastigophorensyteme chlorophyllgrüne, farblose und diatominbraune, ein- und mehrzellige Formen durcheinander wirft.

Eine etwas natürlichere Eintheilung gab N. Wille[2]) in seiner Bearbeitung der Algen in dem gross angelegten Engler und Prantl'-schen Pflanzenfamilienwerke; jedoch nahm auch dieser Forscher den Begriff der Gruppe theils zu eng, indem er alle farblosen Formen ausschloss, theils zu weit durch die Aufnahme der von Dangeard entdeckten Polyblepharides-Formen in die Familie der Chlamydomonadineen; während Dangeard[3]) in seiner kleinen Chlamydomonadenmonographie unter dem oben erwähnten Familiennamen farblose und chlorophyllhaltige Formen zusammenfasst.

Diese verschiedenen Systeme unterscheiden in der Gruppe der Volvocaceen insgesammt folgende Familien:

I. Fam. Chlamydomonadinae,
II. „ Phacotae,
III. „ Polyblepharidae,
IV. „ Volvocinae.

Zu diesen gesellen sich noch die Arten der Gattung Polytoma, welch farblose Formen unmöglich in der Familie der chlorophyllhaltigen Chlamydomonaden verbleiben können, sowie Sycamina nigrescens, eine eigenthümliche chlorophyllfreie Volvocacee, welch' colonienbildende Form von Van Thieghem[4]) entdeckt wurde.

Die erwähnten zwei Gattungen bilden chlorophyllfreie Parallelformen von Chlamydomonaden und Volvoceen, welche unumgänglich im Verbande der Volvocaceae verbleiben müssen; jedoch weichen die etwas zweifelhafte Sycamina und die Gattung Polytoma in ihren morphologischen Verhältnissen, aber auch bezüglich der Fortpflanzung so weit von einander ab, dass sie unmöglich in eine Familie

---

1) Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs, I. Bd. Protozoa, II. Bd. Mastigophora, 1883—1886, p. 834—838.

2) N. Wille, Volvocaceae in: Die natürlichen Pflanzenfamilien etc., 40. Lieferung, 1890, p. 29—43.

3) P. A. Dangeard, Recherches sur les Algues inférieures. Ann. de sc. natur. Botanique, 7. sér., 7. tome, 1888, p. 111—151.

4) Van Thieghem, Sycamina nigrescens etc. Ann. de sc. natur. 1880.

vereinigt werden können, sondern als Repräsentanten verschiedener Familien aufgefasst werden müssen. Demnach sind den oben angeführten Volvocaceen noch die Familien der Polytomeen und Sycamineen anzureihen.

Diese Gruppen — deren nähere Begründung im systematischen Theile nachzusehen ist — sowie einige neue Vertreter der Polytomeen monographisch darzustellen, ist der Zweck folgender Zeilen.

I. Methode der Untersuchung.

Sämmtliche hier dargelegte Untersuchungen wurden mit Reichert'schen Instrumenten, theils und zwar zumeist an lebendem, theils jedoch auch an conservirtem und tingirtem Materiale ausgeführt.

Zur Abtötung eignete sich am besten Jodwasser, Essigsäure, Chromosmiumessigsäure, sowie 1 % Osmiumsäure, jedoch gab auch die besonders in der zoologischen Mikrotechnik angewendete Lang'sche Flüssigkeit guten Erfolg; weniger kann ich dies für 1 % Osmiumsäuredämpfe behaupten.

Zur Sichtbarmachung des Kernes verwandte ich essigsaures Carmin, welches zugleich hübsche Tinctionen gab, sowie Jodwasser und Alkohol. Zur Kerntinction wurden ausser dem bereits erwähnten Reagens, noch Eosin, Fuchsin, Picrocarmin und Delafield'sches Haematoxylin angewendet; sehr zufriedenstellende Resultate ergab Jodwasser-Haematoxylinanwendung, da sich hierdurch die Kerne scharf abhebend schön blau färbten.

Zur Quellung des Amylons brauchte ich die usuellen Mittel, Calihydroxyd und Chromsäure; zum Studium der Membran und der Schalen Mineralsäuren, wie H_2SO_4, HNO_3, HCl und Essigsäure, sowie Chlorzinkjod, Fuchsin und Metylgrün.

Die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen wurden mit Hülfe einer gewöhnlichen Klercker'schen feuchten Kammer ausgeführt.

Zuletzt will ich noch erwähnen, dass sämmtliche Figuren der Tafeln nach der Natur aus freier Hand gezeichnet sind, manche derselben jedoch aus mehreren Originalfiguren combinirt sind.

II. Historische Uebersicht.

Die ersten Nachrichten über ein hierher gehöriges Wesen verdanken wir dem Begründer der Mikroskopie, Leeuwenhoek[1]), welcher die Gattung Polytoma im Jahre 1716 im Wasser der Dachrinne seines Hauses fand und eingehend studirte; insbesondere seine Daten über die Fortpflanzung ermöglichen uns die Identificirung der von ihm beobachteten „Animalcula" mit Polytoma, von welcher er sowohl Vier- als auch Achttheilung beschrieb. Ehrenberg[2]) bezog diese Angaben irrthümlich auf Chlamydomonas pulvisculus, blieb jedoch, durch die Achttheilung, welche er bei Chlamydomonas nicht beobachtete, in Zweifel.

Weitere diesbezügliche Angaben finden wir erst aus dem Jahre 1765 von Wrisberg[3]), doch lassen sich diese Beobachtungen nicht mit Bestimmtheit auf Polytoma beziehen. Mehr scheint mir dies für jene Wesen zu gelten, welche von Baker[4]) in einer Pfefferinfusion beobachtet, und mit den Worten „animalculis ovatis, in apicem acutum terminatis, transparentes vidit moleculas nigricantes, quae perpetuo motu agitabantur" zur Genüge kenntlich charakterisirt wurde.

Der um die Erforschung der mikroskopischen Lebewelt hochverdiente italienische Forscher Spallanzani[5]) ermittelte die Fortpflanzungsverhältnisse von Polytoma, durch seine Beobachtungen über die Zwei-, Vier- und Achttheilung, welche er an isolirten (!), einzelnen Individuen genau verfolgte, sowie er auch schon die Trennung der Theilungsproducte beschreibt.

Der erste Forscher, welcher die bisher bekannten Microorganismen einem System unterzuordnen suchte, O. Fr. Müller[6]), warf Polytoma unter dem Namen Monas uva und Volvox socialis mit zahl-

1) Leeuwenhoek, Epistolae physiol., 1719, p. 283.

2) Chr. G. Ehrenberg, Die Infusionsthierchen etc., p. 65, 1838.

3) H. A. Wrisberg, Observationum de animalculis etc., 1765, p. 23 bis 25, Fig. 5.

4) H. Ch. Baker, Das zum Gebrauche leicht gemachte Mikroskop, Zürich 1753, p. 79.

5) Spallanzani, Opuscules physiolog., 1776, p. 209, Taf. II, Fig. 15, B. I. D.

6) O. Fr. Müller, Animalcula infusoria, 1786, Tab. I, Fig. 12—13.

reichen anderen Monadinen und Volvocaceen in seiner Gruppe der „Crassiuscula" zusammen.

Bory de St. Vincent[1]) brachte in seinem 1824 erschienenen Systeme Polytoma zu den Volvocineen unter dem Namen Uvella chamaemorus, erweiterte aber unsere Kenntnisse mit nichts.

Erst das Auftreten Ehrenberg's inaugurirt eine neue Epoche der Kenntniss, nicht nur der uns hier speciell interessirenden Polytomeen, sondern der ganzen mikroskopischen Lebewelt.

Die ersten Arbeiten Ehrenberg's[2]) aus dem Jahre 1830 brachten zwar neue Daten nur bezüglich der geographischen Verbreitung von Polytoma, welche Form er unter dem Namen Monas polytoma aus Petersburg aufführt; jedoch schon zwei Jahre später finden wir diese Art unter ihrem heutigen Namen von Monas generisch getrennt und mit folgenden Worten charakterisirt[3]).

Polytoma Eb., Theilmonade. Nackte, rundliche, weniger durchsichtige Körper, wie Monaden, aber in doppelter Richtung gleichzeitig theilbar; kleinste Corallenstockbildung.

P. Uvella E. Traubenförmige Theilmonade, Durchmesser der Individuen $\frac{1}{192}$—$\frac{1}{96}$''', der Haufen bis $\frac{1}{32}$'''. Körper etwas getrübt, farblos, rundlich, lebt gemeinschaftlich mit Uvella glaucoma. Petersburg, Berlin.

Nähere Organisationsdétails finden sich jedoch erst in dem grossen Infusorienwerke[4]), welches auch die ersten, ziemlich guten Abbildungen bietet, auf welchen genannter Autor sowohl Zweitheilung, wie auch weitere Theilungsstadien abbildet.

Wie bekannt, schrieb Ehrenberg seinen „Polygastrica" hohe Organisation zu; demgemäss glaubte er auch in Polytoma den „polygastrischen Verdauungsapparat und männliche Sexualdrüsen" nachweisen zu können; jedenfalls jedoch verdanken wir ihm die Erkenntniss der contractilen Vacuolen und der Amylumkörner, welch letztere er wahrscheinlich für die „Magenblasen" hielt. Merkwürdig

1) Bory de St. Vincent, Encyclop. meth. 1824.

2) Chr. G. Ehrenberg, Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien etc. Abh. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1830, p. 64.

3) Ehrenberg, Ueber die Entwickelung und Lebensdauer d. Infusorien. Ibidem, 1831, p. 62—63.

4) Ehrenberg, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen, 1838, p. 24—25, Atlas, Tab. I, Fig. 32.

ist jene Beobachtung des sonst so gewissenhaften Autors, nach welcher ihm die Aufnahme von Indigokörnchen in das Leibesinnere gelang; worauf wir an geeigneter Stelle noch zurückkommen werden.

Aus der Epoche nach Ehrenberg müssen wir vor allem den genialen Franzosen Dujardin[1]) hervorheben, welcher jedoch Polytoma selbst nicht beachtet zu haben scheint.

Perty[2]) förderte unsere Kenntnisse über die hierhergehörigen Algen nicht unbedeutend; ihm verdanken wir namentlich die Entdeckung mehrerer neuen Formen, obwohl manche derselben, wie z. B. P. virens sich später nicht als stichhaltig erwies.

Das Jahr 1854 brachte jedoch auch von anderer Seite einen grossen Fortschritt in der Kenntniss der uns hier interessirenden Organismen durch die glücklichen Forschungen Ferd. Cohn's[3]), welchem wir sowohl genauere Mittheilungen über die Morphologie des Körpers, als auch die Auffindung des Ruhezustandes verdanken; Cohn wies zuerst auf die nahen Verwandtschaftsbeziehungen hin, welche die Polytomeen mit den Chlamydomonaden verknüpfen; ja er fasste dieselben als so innige auf, dass er eine generische Trennung nicht für gerechtfertigt hielt und Polytoma als Chlamydomonas hyalina bezeichnete.

Mit Cohn's Arbeit zugleich erschien eine hochinteressante Studie von Ant. Schneider[4]) über Polytoma; es ist dies zugleich die exacteste Beschreibung, welche wir bisher über die Organisation der genannten Volvocacee besitzen. Schneider stellte das Vorkommen des Kernes — der Cohn noch zweifelhaft war — mit Gewissheit fest, beobachtete genau die contractilen Vacuolen und die Amylumschicht und gab eine vollständige Darstellung der asexuellen Fortpflanzung.

Nach einer längeren Ruhepause, während welcher nur faunistische gelegentliche Daten und eine systematische Aenderung von Seiten Diesing's[5]) zu verzeichnen ist, welcher die von Perty aufgestellte

---

1) F. Dujardin, Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires, 1841, p. 302.

2) M. Perty, Die kleinsten Lebensformen, Bern 1854.

3) Frd. Cohn, Entwickelungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Acta Nov. Acad. Leop., 1854, p. 134—139, Tab. XVI, Fig. 1—9.

4) Ant. Schneider, Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien, I. Polytoma uvella. Müller's Archiv für Anat. Phys. etc., 1854, p. 191—204, Tab. IX, Fig. 1—15.

5) K. M. Diesing, Revision der Prothelminthen. Sitzber. d. math.-nat. Klasse d. Akad. z. Wien, Bd. 52, 1866, p. .

P. ocellata-Form in Glenopolytoma typicum änderte, berichteten zwei englische Forscher, Dallinger und Drysdale[1]), über eine neue Fortpflanzungsart von Polytoma, welche angeblich durch kleine Schwärmer stattfinden sollte, und in deren Bedeutung ich mich gelegentlich der Darlegung der Fortpflanzungsverhältnisse näher einlassen werde.

Das grosse Flaggellatenwerk Frd. Stein's[2]) förderte unsere Kenntnisse durch seine bis heutigen Tags unübertroffenen Abbildungen bedeutend.

Einen neuen Vertreter der Gruppe der farblosen Volvocaceen machte im Jahre 1880 Van Thieghem[3]), unter dem Namen Sycamina nigrescens bekannt, auf welchen ich noch später mehrfach zurückkommen werde. Aus demselben Jahre datirt auch eine Arbeit Poulsen's[4]) welche Polytoma als Chlamydomonas uva bezeichnend, detaillirt beschrieb.

Das grossangelegte compilatorische Infusorienwerk von Saville Kent[5]) bringt mir wenige neue Daten vor, von welchen die Bestätigung der Dallinger und Drysdale'schen Behauptung und der Ehrenberg'schen Angabe über die Aufnahme von Nahrungskörpern die wichtigsten sind; auch das vorzügliche Handbuch Bütschli's[6]) stellt nur bereits Bekanntes zusammen.

Weitaus die wichtigsten Untersuchungen über Polytoma verdanken wir einem russischen Forscher, J. Krassilstschik[7]), welcher ausser einer neuen Art, Polytoma spicata, die gesammte Entwickelungsgeschichte beider Polytomeen sorgfältig erforschte; ihm

---

1) W. H. Dallinger and J. Drysdale, Researches on the life-history etc. Monthl. micr. journ., 1874.

2) Frd. Stein, Der Organismus der Infusorien, III. Flagellaten, Tab. XIV Abth. II, Fig. 1—28.

3) Van Thieghem, Sycamina nigrescens, eine Volvocinee ohne Chlorophyll. Ann. d. sc. natur., 1880.

4) Poulsen, Om nogle mikroskopiske Planteorganismer etc. Videnskab. Meddel. f. Nat.-For. i Kjöbenhavn, 1879—80, p. 231—54.

5) Saville Kent, A Manual of the Infusoria etc., Bd. I, London 1880—81, p. 301—304.

6) Otto Bütschli, Mastigophora in Bronn's Classen und Ordnungen d. Thierreiches etc., 1883—87, p. 835—36.

7) J. Krassilstschik, Zur Entwickelungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma Ehrb. Zoolog. Anzeiger, V, 1882, p. 426—429.

verdanken wir die ersten — und wie hier gleich bemerkt sei — die einzigen Mittheilungen über das Vorkommen von Copulation bei diesen Microorganismen.

Im Jahre 1888 nahm Dangeard[1]), ohne Kenntniss von Krassilstschik's Bestrebungen zu haben, Polytoma in seiner Chlamydomonaden-Monographie auf; konnte jedoch die Kenntniss dieser Form nur mit unwesentlichen Angaben fördern; Nachrichten über Polytoma finden wir noch in Entz's grossangelegtem Protistenwerke.

Neuestens habe ich, zum Theil über die Verwandtschaftsverhältnisse von Polytoma[2]), theils über den Bau und die Function einzelner Organe berichtet[3]).

III. Literaturübersicht.

Die mit * bezeichneten Werke standen mir nicht zur Verfügung.

1. H. Cl. Baker, Das zum Gebrauch leicht gemachte Mikroskop, Zürich 1753.

2. *Bory de St.-Vincent, Encyclop. méth., Paris 1824.

3. O. Bütschli, Mastigophora in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, 1883—86.

4. Ferd. Cohn, Entwickelungsgeschichte mikr. Algen und Pilze etc. Acta Nova Akad. Carol. Leopold, 1854.

5. W. H. Dallinger and J. Drysdale, Researches on the life-history etc. Monthly micr. journ., 1874.

6. P. A. Dangeard, Recherches sur les Algues inférieures. Ann. de sc. natur., VII. Sér., Tome 7, 1888.

7. C. M. Diesing, Systema Helminthum, Vol. I, 1881.

8. — —, Revision der Prothelminthen. Sitzber. d. math.-naturw. Klasse d. Akad. z. Wien, Bd. 52, 1866.

9. F. Dujardin, Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires, 1841.

---

1) P. A. Dangeard, Recherches sur les Algues inférieures. Ann. d. sc. nat., VII. Sér., 7 T., p. 112—116, Pl. 11, Fig. 1—4.

2) R. Francé, Systematik einiger Chlamydomonad. Term. füz., 1892.

3) — —, Stigmata d. Mastigophoren. Z. W. Z., 1893.

10. Chr. G. Ehrenberg, Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien etc. Abhandl. der Akad. d. Wissensch. z. Berlin, 1830.

11. — —, Ueber die Entwickelung und Lebensdauer der Infusorien. Ibidem, 1831.

12. — —, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen, 1838.

13. *N. Eichwald, Bulletin des Nat. de Moscau, XVII Bd.

14. R. H. Francé, Zur Systematik einiger Chlamydomonaden. Természetrajzi füzetek (Naturhistorische Hefte), 1892.

15. — —, Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. Zeitschrift f. wiss. Zool., 1893.

16. G. Fresenius, Beiträge zur Kenntniss mikr. Organismen. Abhandlungen der Senckenberg. Naturf.-Gesellschaft, 1858.

17. Saville Kent, A Manual of the Infusoria. London 1881.

18. O. Kirchner, Algen in: Kryptogamenflora von Schlesien von Ferd. Cohn, 1878.

19. G. Klebs, Die Organisation einiger Flagellatengruppen. Arbeiten aus d. bot. Instit. z. Würzburg, 1883.

20. Krassilstschik, Zur Systematik und Entwickelungsgeschichte von Polytoma Ehrb. Zoolog. Anzeiger, 1882.

21. Leeuwenhoeck, Epistolae physiolog., 1719.

22. C. Mereschkowsky, Studien über Protozoën des nördlichen Russland. Archiv f. mikr. Anat., XVI. Bd., 1879.

23. Fr. O. Müller, Animalcula infusoria etc., 1786.

24. M. Perty, Zur Kenntniss kleinster Lebensformen, nach Bau, Functionen, Systematik mit Specialverzeichniss der in der Schweiz beobachteten, Bern 1852.

25. *A. Poulsen, Om nogle mikroskopiske Planteorganismer etc. Videnskabelige Meddelelser f. Naturhist. Foren. i Kjöbenhavn, 1879 bis 1880, p. 231—54.

26. L. Rabenhorst, Flora Europea Algarum aquae dulcis et submarinae, Leipzig 1864—68.

27. *Riess, Beitrag zur Fauna der Infusorien, 1844.

28. *Th. Schmarda, Kleine Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien.

29. A. Schneider, Zur Naturgeschichte der Infusorien. Müller's Archiv f. Anat. Physiol. etc., 1854.

30. *Spallanzani, Opuscules physiolog., 1776.
31. Ferd. Stein, Der Organismus der Infusionsthiere. III. Flagellaten, 1878.
32. Van Thieghem, Sycamina nigrescens, eine Volvocinee ohne Chlorophyll. Ann. de sc. natur., 1880.
33. J. de Toni, Sylloge Algarum, Vol. I, Patavii 1889.
34. *A. Weisse, Bulletin phys.-mathem. de l'academie des sciences de St. Pétersbourg, VI. Bd.
35. H. A. Wrisberg, Observationum de Animalculis Infusoriis satura, Goettingae 1765.

IV. Allgemeine Morphologie des Körpers.

Bei sämmtlichen in die Gruppe der Polytomeen gehörigen Wesen ist die Körpergestalt nach monaxonem Typus geformt, zeigt jedoch vielfach Anklänge an bilaterale Ausbildung. So finden wir in Harmonie mit den zwei Geisseln auch zwei rechts und links der Längenachse befindliche Vacuolen, während der einzige Kern wenigstens in der Mittellinie des Körpers situirt ist; ja auch die Lage der Stärkekörner lässt häufig eine deutliche Bilateralität nicht verkennen.

Recht häufig finden wir jedoch asymmetrische Ausbildung des Kernes (Taf. XV, Fig. 8, 12, 15), stets jedoch des unpaaren Stigmas.

Bei der schalenbewohnenden Chlamydoblepharis zeigt die Hülle noch prägnanter als Polytoma den monaxonen Typus, obwohl auch hier, wenn zwar auch noch geringfügige Unregelmässigkeiten und Abweichungen vorkommen (vergl. Taf. XVII, Fig. 6).

Nicht unerwähnt dürfen wir endlich die Contractilität des Weichkörpers lassen, welche zwar nicht an die amöboide Beweglichkeit der Monadinen hinaufreicht, jedoch bedeutend genug ist, um in die Körpergestalt modificirend eingreifen zu können.

V. Feinerer Bau des Körpers.

A. Die Körperform.

Der Weichkörper der hierher gehörenden Gattungen Polytoma und Chlamydoblepharis ist so übereinstimmend, dass diese beiden

Formen in dieser Hinsicht so ziemlich in einem geschildert werden können.

Der Körper ist meist eiförmig und an einem, dem proximalen oder Geisselende zugespitzt; diese Zuspitzung ist zuweilen unbedeutend, manchmal jedoch ist das Geisselende in einen, sich scharf absetzenden, förmlichen Schnabel ausgezogen oder — besonders bei manchen kleinen Polytoma- und Chlamydoblepharis-Formen — ist die Zuspitzung sehr allmählich. Andererseits finden wir bei Chlamydoblepharis vollkommen konische Formen und diese sind dann zuweilen ausserordentlich langgestreckt (Taf. XVIII, Fig. 6).

Bei Beurtheilung all dieser Gestaltungsverhältnisse dürfen wir jedoch die Contractilität des Körpers nicht ausser Acht lassen, durch welche bei allen bisher bekannten Gattungen langgestreckte Formen sich kugelig zusammenziehen und originell spindelförmige Individuen sich zu Kugeln zusammenballen können.

Ebenso variabel wie die Form ist auch die Grösse des Körpers. Detailirte diesbezügliche Angaben sind in dem systematischen Theile bei der Beschreibung der einzelnen Formen nachzusehen; an dieser Stelle kann ich mich nur auf einige allgemeine Angaben beschränken.

Bei Polytoma variirt die Länge der ausgewachsenen Individuen zwischen 9—18 μ, die Breite zwischen 6—9 μ; bei frisch getheilten Individuen waren die diesbezüglichen Grenzwerthe der Theilungssprösslinge 9—12 μ; einzelne Theilungsstadien zeigten jedoch bis 18 μ im Durchmesser.

Bei Chlamydoblepharis dagegen konnte ich folgende Grössenverhältnisse constatiren: Die Länge der ausgewachsenen Individuen beträgt 9—18 μ, die Breite derselben 3—7½ μ. Wie wir demnach sehen, schwankt die Grösse der einzelnen Formen zwischen ziemlich weiten Grenzen.

Aeltere Autoren geben ziemlich differente Grössenangaben; so behauptet Ehrenberg[1]) für seine Polytoma uvella $\frac{1}{192}$—$\frac{1}{96}$''', Dujardin[2]) dagegen 0,012—0,023 mm, während Ant. Schneider[3]) $\frac{1}{40}$—$\frac{1}{200}$''' angiebt; diese Angaben scheinen daher die Formen — wie dies aus der Vergleichung mit unseren Daten ersichtlich — etwas zu gross zu schätzen.

1) Ehrenberg in: Abhandlungen d. Berl. Akad. d. Wiss., 1831, p. 63.
2) Dujardin, op. cit., p. 192.
3) Schneider, op. cit., p. 192.

Bei Chlamydoblepharis ist der Plasmakörper beiläufig so gross wie bei Polytoma; die Schale jedoch erreicht bedeutendere Dimensionen, ich kann bezüglich dieser Verhältnisse auf das bei Beschreibung der Schalengebilde Gesagte verweisen.

B. Pellicular- und Schalengebilde.

1. *Pellicula.* Von älteren Autoren beobachtete die Zellhaut bei Polytoma zuerst Ehrenberg[1]) an Theilungszuständen; dieser Autor fasste jedoch diese Beobachtung, welche seine Abbildungen richtig darstellen[2]), falsch auf, indem er sie als „die ausgedehnte Zwischenhaut", welche die Theilungssprösslinge umfängt, declarirt.

Von Cohn an nahmen jedoch — mit Ausnahme von Mereschkowsky[3]) — sämmtliche Autoren die Pellicula wahr. Dieselbe stellt ein den Körper allseitig umschliessendes, feines Häutchen dar, welches an manchen Individuen dem Körper eng anliegt und dann kaum sichtbar ist, zuweilen jedoch — ähnlich wie bei Spharella — weit von dem Körper absteht. Besonders deutlich wird die Membran bei Theilungsstadien wahrnehmbar. Bezüglich ihrer physikalischen Eigenschaften ist ihre grosse Elasticität hervorzuheben, welche besonders gelegentlich der Theilung auffällig wird, indem die zahlreichen Theilungssprösslinge. sie sehr bedeutend ausdehnen (Taf. XVI, Fig. 8, 9, 11).

Auch für Chlamydoblepharis konnte ich das Vorhandensein einer Zellhaut constatiren, welche jedoch als dünnes Häutchen, dem Körper eng anliegend, kaum sichtbar wird.

Bezüglich der chemischen Zusammensetzung findet sich in der Literatur nur die Angabe Cohn's[4]), dass sich in der Membran Cellulose nicht nachweisen liess; neuestens erwähnt dieselbe Thatsache dann auch noch Dangeard[5]).

---

1) Ehrenberg, 1838, p. 24.

2) —, Ibidem, Tab. I, Fig. XXXII.

3) C. Mereschkowsky, Studien über Protozoën des nördlichen Russlands. A. f. m. Anat., XVI. Bd., 1879, p. 182.

4) Frd. Cohn, Untersuchungen über die mikrosk. Pilze etc. Nova Acta etc., 1854, p. 314.

5) P. A. Dangeard, Recherches etc., p. 143.

Ich habe in dieser Hinsicht zahlreiche Versuche angestellt, welche mit Bestimmtheit Folgendes ergaben:

Auf Chlorzinkjodanwendung reagirt die Pellicula nicht, dagegen wird dieselbe sowohl von Essigsäure wie auch Kalilauge (!) gelöst, während Hämatoxylin dieselbe schwach blau färbt; ich muss jedoch erwähnen, dass in einem Falle nach Chlorzinkjodanwendung eine schwache Bläuung constatirbar war, und dass die Pellicula durch Fuchsin leicht gefärbt werden kann.

Ich habe schliesslich noch einer merkwürdigen Beobachtung Schneider's[1]) zu gedenken, nach welcher die Hüllhaut „unter gewissen Umständen in Körnchen zerfällt, und dann beim Einstellen auf den Querschnitt ein regelmässig perlschnurförmiges Bild zeigt. Es findet dann eine Neubildung der Hüllhaut statt".

Ich glaube zum Theile diese eigenthümliche Thatsache darauf zurückführen zu können, dass sich an die etwas verquellende Membran Bakterien — welche in dem faulenden Wasser, das Polytoma bewohnt, immer vorkommen — ansetzten, wie Derartiges schon Stein[2]) zeichnet, und ich auch beobachten konnte.

Bei näherer Kenntniss der Formen drängte sich dann mir immer mehr der Gedanke auf, in dieser Erscheinung ein Homologon der eigenthümlichen Zellhaut von Hymenomonas roseola St. zu erblicken, und ich kam dann bei einigem Nachdenken zu folgender Erklärung dieser Thatsache.

Bekanntlich wies C. Correns[3]) im XXIII. Bande dieser Zeitschrift für zahlreiche Zellmembranen eine eigenthümliche Streifung in Form, zweier sich kreuzender Liniensysteme, nach, welche die Zellhautoberfläche in kleine, rhombische Feldchen theilt; zu denselben Ergebnissen bei Algen gelangte G. Klebs[4]) bei den Eugleneen und ich[5]) bei zahlreichen anderen Chlorophyceen, so dass das Gleiche für sämmtliche Algenmembranen, eo ipso bei Polytoma, sehr wahr-

1) Ant. Schneider, Op. cit., p. 192, Tab. IX, Fig. 8.

2) Fr. Stein, Flagellaten, Tab. XIV, Fig. 13.

3) C. Correns, Zur Kenntniss der inneren Structur etc. Pringsheim's Jahrb. XXIII. Bd., 1891, p. 322, Taf. XV, Fig. 15.

4) G. Klebs, Organisation etc., p. 311.

5) R. Francé, Beiträge zur Morphologie d. Scenedesmus. Természetr. füzetek (Naturhistorische Hefte, 1892, p. 151). (Hier findet sich auch die übrige einschlägige Literatur.)

welche natürlicher Weise bei jüngeren Individuen nie so intensiv ist wie bei grösseren, älteren Exemplaren, wird vielleicht auch durch Einlagerung von Eisenoxydhydrat in die Schale bewirkt.

Was die chemische Zusammensetzung der Schalenmasse betrifft, kann ich folgende Reactionen anführen:

Die Schale löst sich nicht in Salzsäure, ebensowenig in Schwefel- und Salpetersäure und Scheidewasser, dagegen konnte sehr langsame Lösung und Quellung in Kalihydroxid constatirt werden, während die Cellulosereaction nicht gelang, indem die Schalen von Chlorzinkjod gar nicht im Geringsten verändert wurden.

Wir können daher die Schalen als aus chitiniger Substanz bestehend auffassen, womit dann auch die starke Lichtbrechung übereinstimmt.

Zuweilen zeigen — besonders bei Quetschung — die Schalen einzelne Sprünge und Falten (Taf. XVIII, Fig. 6), andererseits konnte auch an Gehäusen, deren Bewohner abgestorben waren, Faltenbildungen und Schrumpfungen beobachtet werden.

Die Schalen auch der grösseren Individuen zeigen bei mittelstarken Vergrösserungen (4—600fach) keinerlei Structur; erst bei Anwendung von Immersionen und auch dann nicht bei allen Individuen konnte ich zuweilen eine feine Punktirung der Schalenoberfläche constatiren (Taf. XVIII, Fig. 6), welche, wie der optische Durchschnitt der Schalenwand zeigt, zahlreichen, die Wand durchsetzenden Poren entspricht.

Bei manchen Individuen sind diese Poren bedeutend grösser und auch schon mit schwächeren Objectiven sichtbar; in diesem Falle ist die gesammte Schalenwand gitterartig durchbrochen (Taf. XVIII, Fig. 5), die einzelnen Lücken sind von sehr verschiedener Grösse und Form und ganz unregelmässiger Lagerung; ich bekam endlich auch solche Formen zu Gesicht, deren Schale nur von wenigen, sehr grossen Lücken durchbrochen war, ähnlich wie dies von der Rhizopodengattung Cathrulina bekannt ist (Taf. XVII, Fig. 8); diese grossen, runden Oeffnungen zeigten sich in einer sanft ansteigenden Spirale angeordnet. Auch in den beiden letzterwähnten Fällen zeigte der optische Durchschnitt der Schalen, dass auch hier die feinen Poren vorhanden sind. Bezüglich aller weiteren Beobachtungdetails muss ich auf die specielle Beschreibung im systematischen Theile verweisen.

C. Die Geisseln.

Sämmtliche in die Gruppe der Polytomeen gehörige Formen zeigen, mit Ausnahme der viergeisseligen P. multifilis (Klebs) und der eingeisseligen Varietät von P. uvella Ehrb. zwei Geisseln, welche an dem vorderen, meist etwas zugespitzten Körperende in unmittelbarer Nähe von einander entspringen.

Die Länge der Geisseln ist bei den bekannten Gattungen eine ziemlich beträchtliche und erreicht bei Chlamydoblepharis beinahe Körperlänge, welche sie jedoch bei Polytoma bedeutend übertrifft. Dagegen ist die bis an das Ende gleichbleibende Dicke derselben so unbedeutend, dass sie der Messung kaum zugänglich war. Zuweilen jedoch sind die Geisseln an der Insertionstelle ein wenig verdickt (Taf. XVII, Fig. 7), das spitze Körperende ist fortsetzungsweise gleichsam in die Geisseln ausgezogen.

Die Insertionsstelle der Geisseln ist bei vielen Polytoma-Formen durch ein kleines über die Körperfläche hervorragendes Wärzchen besonders gekennzeichnet (Taf. XV, Fig. 10); an einigen spindelförmigen Individuen konnte ich auch kleine zarte Röhrchen bemerken (Taf. XV, Fig. 16), die den Insertionspunkt, der die, in diesem Falle ein wenig von einander weiter entspringenden Wimperfäden eine Strecke weit einhüllte.

In anderen Fällen sah ich ebenfalls bei Polytoma die Geisseln von einem kleinem spitz hervorragendem Schnäbelchen gemeinsam entspringen (Taf. XV, Fig. 15), wie ähnliches zuerst Flotow für Haematococcus (Sphaerella) bekannt machte.

Mehrfach bemerkt von den Autoren ist die Thatsache, dass sich die Geisseln der Theilungszustände auch dann bewegen, wenn jeder Zusammenhang des Körper- und des Geisselplasmas schon geschwunden zu sein scheint; diese Thatsache ebenfalls constatirend, muss ich jedoch bemerken, dass ich auch in diesem Falle unterhalb der Geisselinsertion eine kleine Partie feinkörnigen Protoplasmas zu bemerken glaubte (Taf. XVI, Fig. 10).

Das Geisselplasma zeigte sich bei den mir zu Gebote stehenden Vergrösserungen immer structurlos; die Consistenz desselben ist ziemlich starr; nur bei jungen, soeben aus der Theilung hervorgegangenen Individuen konnte ich mehrfach schlängelnde Be-

wegungen der hier noch sehr weichen Geisseln constatiren (Taf. XVI, Fig. 8, 11).

Die Haltung der Geisseln betreffend, kann ich bemerken — und dies gilt sowohl für Chlamydoblepharis als auch Polytoma — dass in der Mehrzahl der Fälle die beiden Geisseln mit sanftem Bogen nach rückwärts ragen (Taf. XV, Fig. 6, 12, 13; Taf. XVI, Fig. 1; Taf. XVII, Fig. 2, 5 etc.) und nur seltener gerade nach vorn zu ausgestreckt sind (Taf. XV, Fig. 15, 16, 17).

Nach unseren bisherigen Ansichten werden die Geisseln bei Eintritt des Ruhezustandes abgeworfen; ich glaube hingegen annehmen zu dürfen, dass wir es in diesem Falle mit einer langsamen Rückziehung zu thun haben, obwohl ich mich in dieser Hinsicht nur auf nicht vollkommen einwandsfreie Beobachtungen stützen kann. Doch spricht zu Gunsten dieser Ansicht das von mir wiederholt beobachtete langsame Auswachsen von Geisseln, welche in fortwährenden wackelnden Bewegungen sich immer mehr und mehr aus dem Körperplasma herausschoben (vergl. Taf. XV, Fig. 2); ferner kann ich noch zur Bekräftigung dieses Satzes anführen, dass ich Theilungszustände — welche nach einer gewissen Zeit des Schwärmens die Geisseln verlieren — zeichnen konnte, welche sehr kurze Geisseln besassen; nun ist es jedoch nicht wahrscheinlich, dass diese Formen neue Geisseln bildeten, und es bleibt uns zur Erklärung dieser Thatsache nur die Annahme einer allmählichen Rückziehung in das Körperinnere.

Zur Bekräftigung meiner Ansicht kann ich mich schliesslich noch auf A. Schneider[1]) berufen, der bei Beschreibung des Ruhezustandes ausdrücklich erwähnt, dass „die Geisseln sich allmählich verkürzen". Zugleich weist genannter Autor und auch Poulsen auf eine eigenthümliche Erscheinung hin, welcher Schneider mit folgenden Worten gedenkt: „An dem freien Ende (der Geisseln) sammelt sich die Substanz in Form eines Köpfchens an, schliesslich verschwindet der fadenförmige Theil ganz und statt der Geisseln sitzen zwei Bläschen am vorderen Theil der Hüllhaut (Taf. XV, Fig. 15).

Ich habe zwar derartiges nie beobachtet und kann es daher nur — wenn auch grösste Wahrscheinlichkeit hierfür spricht — als Ver-

---

1) Ant. Schneider, Op. cit., p. 197.

anzuheften pflegen, wie Aehnliches bei anderen Volvocaceen, so z. B. Chlamydomonas, schon länger bekannt ist.

D. Inhaltskörper.

a) Nicht contractile Vacuolen.

Ant. Schneider[1]) war der Erste, der bei Polytoma nicht contractile Vacuolen bemerkte, welche er als „in der Leibessubstanz zerstreute, einzelne röthliche Hohlräume" beschreibt; weitere Literaturangaben finden sich nicht vor.

Thatsächlich zeigen die Polytomeen nur höchst selten derartige Gebilde, und zwar konnten an einigen Individuen im hinteren Theile des Körpers eine oder mehrere grosse, kugelige Vacuolen bemerkt werden; was nun die röthliche Farbe der Vacuolen, welche Schneider erwähnt, anbetrifft, so ist diese sicher von der chromatischen Aberration eines älteren Mikroskopes herzuleiten.

Auch bei Chlamydoblepharis sind nicht contractile Hohlräume nur selten zu finden; bei länger kultivirten Individuen sah ich zuweilen das ganze Körperplasma von zahlreichen grösseren oder kleineren Vacuolen durchsetzt (Taf. XVII, Fig. 3), andere Exemplare wieder zeigten meist im hinteren Körpertheile eine oder zwei nicht contractile Blasen (Taf. XVIII, Fig. 9).

Wir haben die Bildung dieser Vacuolen wohl immer als Degenerationserscheinungen aufzufassen, wofür schon der Umstand spricht, dass diese nur bei kränklichen oder unter ungünstigen Umständen lebenden Individuen auftreten.

b) Contractile Vacuolen.

Die ersten Nachrichten über contractile Vacuolen bei Polytoma verdanken wir Ehrenberg[2]), der bei dieser Form eine im vorderen Körpertheile gelegene „contractile Blase" beschreibt, wovon jedoch seine Zeichnungen nichts erkennen lassen; auch Cohn[3]), der

---

1) A. Schneider, Op. cit., p. 193.

2) Chr. G. Ehrenberg, Infusionsthierchen, p. 23.

3) Frd. Cohn, Entwickelungsgeschichte etc., p. 135, Tab. XVI, Fig. 1.

die Angaben des erstgenannten Forschers in dieser Hinsicht bestätigt, bildet die contractile Vacuole nicht ab.

Zu klarer Erkenntniss dieser Gebilde gelangte erst Ant. Schneider[1]), der auf seinen vorzüglichen Abbildungen die Vacuolen als zwei dem vorderen Rande sehr nahe liegende Bläschen darstellt, von deren periodischen Contractionen er sich „an ruhig daliegenden Individuen leicht überzeugen konnte". Fresenius[2]) sah im Jahre 1858 nur ein contractiles Bläschen, während alle späteren Autoren die Angaben Schneider's bestätigten.

Diese einander widersprechenden Beobachtungen finden leicht ihre Erklärung; denn je nachdem wir die Individuen von verschiedenen Seiten betrachten, sehen wir zuweilen die sich in gewissen Stellungen deckenden zwei Vacuolen als eine (vergl. Taf. XV, Fig. 2, 3, 14, 17 etc.), während thatsächlich doch zwei kleine, kugelige Vacuolen da sind, die sich im oberen Theile des Körpers befinden (Taf. XV, Fig. 1, 11 etc.).

Bei einer Form, der Polytoma ocellata Perty (Taf. XVI, Fig. 2) sah ich ganz deutlich eine dritte, jedoch bedeutend kleinere Vacuole, welche zwischen den beiden auch sonst vorhandenen contractilen Behältern, jedoch etwas oberhalb derselben lag. Nachdem nun diese Erscheinung bei der erwähnten Form sich als ganz regelmässig vorkommend erwies, können wir dieselbe nicht als Degenerationsproduct auffassen.

Zuweilen sind die Vacuolen etwas gegen die Mitte des Körpers zu situirt (Taf. XV, Fig. 12); bei jenen Formen dagegen, deren Vordertheil schnabelförmig ausgezogen ist, und welche Perty als var. rostrata bezeichnete, befinden sich die contractilen Behälter immer am Grunde des Schnäbelchens (Taf. XV, Fig. 7).

Die Grösse der Vacuolen beträgt im Mittel ca. 1,5 μ und steht mit der Körpergrösse in geradem Verhältnisse, bei mit Jodwasser getödteten Individuen können die Vacuolen übrigens in colossalem Maassstabe dilatiren.

Die schon von den meisten älteren Autoren beobachtete Pulsation erfolgt in ziemlich ungleichmässigen Zeiträumen; die diesbezüglich beobachteten Extreme bewegen sich zwischen 32—60 Secunden; meist

---

1) A. Schneider, Op. cit., p. 192, Tab. IX, Fig. 1, 2, 8, 13, 15.

2) G. Fresenius, Beiträge etc., p. 236, Tab. X, Fig. 36.

jedoch erfolgen die Contractionen in Pausen von 44 Secunden. Bezüglich der Function derselben verweise ich auf das für die Vacuolen von Chlamydoblepharis Gesagte.

Die contractilen Behälter dieser Art weichen von denen bei Polytoma kaum ab; auch hier sind es zwei kleine, kugelige Hohlräume, welche im vordersten Theile des Körpers gelegen, sich häufig als ein (Taf. XVII, Fig. 7), meist jedoch als zwei selbstständige Bläschen repräsentiren (Taf. XVII, Fig. 2).

Zuweilen zeigten sich jedoch die Vacuolen etwas oval, schiefstehend gegeneinander geneigt (Taf. XVIII, Fig. 2); die Contractionen erfolgen auch hier etwas unregelmässig, jedoch, wie es scheint, im Allgemeinen rascher als bei Polytoma, indem die Zeit zweier Systolen zwischen 15—20 Secunden variirt.

Bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen kann man an ruhig daliegenden Exemplaren die Vorgänge der Contraction und der Neubildung der Vacuolen bequem verfolgen; zugleich möge bemerkt sein, dass das für Chlamydoblepharis Gesagte auch für Polytoma seine Giltigkeit hat.

Die Vacuolen contrahiren in abwechselndem Rythmus; die Zusammenziehung erfolgt plötzlich und zwar gegen das Geisselende zu, indem die Vacuole zuerst birnenförmig wird, das vordere Ende sich immer spitzer auszieht, bis sich plötzlich mit einem Ruck die angesammelte Flüssigkeit durch einen feinen, nur in diesem Momente sichtbaren Kanal in das umgebende Wasser ergiesst. Die Vacuole ist nun für einige Momente unsichtbar; plötzlich zeigt sich an ihrer früheren Stelle ein kleiner Spalt, welcher mit einem weit in das Körperinnere verfolgbaren feinen Gange in Verbindung steht; durch diesen Kanal füllt sich die Vacuole immer mehr, wird citronenförmig, der zuleitende Gang verschwindet, und die Vacuole steht prall gefüllt da, um sich nach einigen Secunden von Neuem zu contrahiren, worauf sich die oben geschilderten Vorgänge wiederholen.

Durch diese wohl auf den ersten Blick etwas fremdartig anmuthenden Beobachtungen wurden jedoch für Flagellaten nur, bei Ciliaten schon seit dem Jahre 1849 bekannte Thatsachen bestätigt, denn sowohl die Ausführungsgänge der Vacuolen, als auch die zuleitenden Kanäle sind schon seit dieser Zeit von einer ganzen Reihe der Forscher bei den verschiedensten einzelligen Wesen beobachtet worden.

c) Amylum.

Vielleicht beobachtete schon Baker[1]) in Polytoma Stärkekörnchen, wenigstens lassen sich seine „schwarzen Molecüle“ hierauf beziehen; unzweifelhaft ist jedoch, dass Ehrenberg's polygastrischer Magenapparat, welchen er bei der oben genannten Form angiebt, sich auf die Amylumkörner zurückführen lässt, obwohl es nur schwer verständlich ist, dass ein so geübter Beobachter, wie Ehrenberg, sich über die wahre Natur dieser Gebilde täuschen und dieselben für Magenblasen halten konnte.

Ebenso irrige Ansichten über diese Gebilde entwickelte Max. Perty[2]), indem er die Stärkekörnchen, als „Blastien“ bezeichnend, mit der Fortpflanzung in Zusammenhang bringen wollte und dieselben als unentwickelte Keime betrachtete. Erst Schneider[3]) erkannte die wahre Natur der fraglichen Körnchen, indem er sie für Stärke declarirte, was er auch durch die charakteristische Jodreaction bewies.

Die Amylumkörner treten meist in grosser Anzahl auf, zuweilen jedoch finden sich nur wenige (5—8) kleine Körnchen im Innern des Körpers zerstreut (Taf. XV, Fig. 4, 5, 8); bei manchen braun gefärbten Individuen (der var. rostrata) fehlt das Amylum gänzlich (Taf. XV, Fig. 7). Uebrigens glaube ich einen gewissen Zusammenhang zwischen dem Fäulnissgrade des Wassers, in dem die betreffenden Individuen leben, und der Anzahl und Grösse der Stärkekörnchen annehmen zu dürfen, indem bei geringgradiger Fäulniss nur wenige, je mit dem Fortschreiten derselben immer mehr Stärkekörnchen auftreten, bis in einem gewissen Fäulnissstadium — welches meist mit unerträglichem Geruche des Wasser verbunden ist — die Individuen von Stärkekörnern strotzen, so zwar, dass alle übrigen Organisationsbestandtheile unter der Masse des Amylums verschwinden (Taf. XV, Fig. 10, vergl. Taf. XVI, Fig. 5—7, 9, 10, 13), wie dies auch ältere Autoren, so Perty und Stein bemerken.

Weitaus in der Mehrzahl der Fälle findet sich die Stärke in Gestalt zahlreicher (18—20—30) Körnchen in einzelnen Parthien

1) V. Wrisberg, Animalcula etc., p. 24.
2) M. Perty, Kleinst. Lebensformen, p. 176.
3) A. Schneider, Op. cit., p. 193.

des Körpers gelagert, und zwar ist meist das untere Drittel des Körpers von Stärkekörnchen erfüllt (Taf. XV, Fig. 1, 16; Taf. XVI, Fig. 4 etc.), zuweilen kommen jedoch auch Individuen vor, bei denen sich das Amylum unterhalb der Vacuolen zwischen diesen und dem Kerne lagert (Taf. XV, Fig. 2, 12); in noch anderen Fällen liegen die Körnchen im Centrum der Zelle um den Nucleus herum (P. spicata Krass. Taf. XV, Fig. 11, 17), oder in der Querachse derselben; endlich giebt es auch Exemplare, bei denen eine Regelmässigkeit der Lagerung der Amylumkörner nicht zu bemerken ist (Taf. XV, Fig. 3, 13).

Manche Individuen der P. uvella, welche einen Uebergang zu P. spicata darzustellen schienen, zeigten eine eigenthümliche Ausbildung des Amylums, welches sich in Form von 5—6 langen Stäbchen um den Kern herumlagerte (Taf. XV, Fig. 14).

Was die Gestaltungsverhältnisse der Körnchen selbst betrifft, so habe ich Folgendes zu bemerken:

Die Amylumkörnchen sind meist vollkommen kugelig und nur in selteneren Fällen etwas oval (Taf. XV, Fig. 15), zuweilen jedoch sehr schmal und stäbchenförmig (Taf. XV, Fig. 14). Die Grösse derselben variirt zwischen ziemlich bedeutenden Grenzen; neben kleinen finden wir relativ colossale Körnchen von 3 μ Durchmesser; nach meinen Messungen schwankt die Grösse derselben zwischen 1,5 bis 3,5 μ.

Die Farbe ist meist bläulichgrün, bei mit Amylum vollgepfropften Individuen zuweilen ins Grünliche spielend; Schichtung etc. konnte nicht bemerkt werden, auch nach Anwendung von Quellungsmitteln nicht, was übrigens wegen der minimalen Grösse dieser Gebilde leicht erklärlich ist.

Die mikrochemischen Reactionen zeigten mit Bestimmtheit auf Amylum.

Jodalkohol und Chlorzinkjod färben die Körnchen schön blau, zuweilen violett bräunlich, während dieselben sowohl von Salpeter-, als auch Schwefel- und Salzsäure gelöst werden.

Schneider erwähnt, dass sich die amylumartigen Körnchen manchmal in ein blaues indigofarbenes Pigment umwandeln, welches dann, theilweise gelöst, die ganze Leibessubstanz färbt. „Solche Exemplare konnten sich ebenfalls theilen, so dass über die Identität mit P. kein Zweifel war“; ich konnte derartige Individuen nie beob-

von der typischen P. uvella; er beschreibt das Stigma als ein kleines, blassröthliches Körperchen, welches im vorderen Theile des Körpers liegt.

Keiner der übrigen sich mit Polytoma befassenden Forscher acceptirte diese von Perty aufgestellte Art; trotzdem müssen wir ihr Speciesberechtigung zuschreiben, da sie sich sowohl durch ihr eigenthümliches Stigma als auch durch eine dritte Vacuole auszeichnet.

Das Stigma dieser Form (Taf. XVI, Fig. 2) zeigt constante Lage, indem es immer im vorderen Theil der Zelle zwischen den beiden regelmässig vorhandenen Vacuolen situirt ist.

Ein Stigma kommt jedoch auch manchen Formen der P. uvella und spicata zu, und zwar bildet sich bei gut genährten Individuen nicht selten im vorderen Theile des Körpers ein kleiner, kugeliger Augenfleck von dunkelrother, zuweilen fast schwärzlicher Farbe aus (Taf. XV, Fig. 1, 2, 5 etc.).

Wie ich bereits an a. a. O. nachgewiesen[1]), besteht das Stigma von Polytoma, ebenso wie das aller Chlamydomonadineen, aus einer kleinen Amylumkugel, welche von einer öligen, hämatochromartigen Substanz umhüllt wird; demzufolge wird das Stigma denn auch durch Jodanwendung gebläut.

Stein[2]) erwähnt bei P. uvella, dass das Stigma im vorderen Theile des Körpers in Ein- bis Dreizahl vorkomme. „Nicht selten finden sich zwei Haufen solcher Körnchen im vorderen oder hinteren Körperende (Fig. 8, 9*bb*).“ Demgegenüber habe ich zu bemerken, dass bei Polytoma immer nur ein Stigma vorhanden ist; wohl aber zeigen schlecht genährte oder kränkliche Individuen in den ersten Stadien der Degeneration auch mehrere kleine, dunkelrothe, kugelige Körperchen (Taf. XV, Fig. 4, 6, 13, 15, 16), diese sind jedoch nicht als Stigmata, sondern als Oeltröpfchen der Farbstoffschicht des zerfallenen Augenfleckes zu betrachten. Dasselbe sah nun Stein, nur in grösserem Maassstabe, wie seine oben angeführte Bemerkung beweist, welche ich übrigens durch eigene Beobachtung bestätigen kann. Auch Chlamydoblepharis zeigt ziemlich häufig

---

1) R. Francé, Stigmata d. Mastigophoren, p. 149.

2) Fr. Stein, Infusionsthiere, Taf. XIV, Abth. V, Fig. 1—28 (Figurenerklärung).

ein hellrothes Stigma (Taf. XVII, Fig. 2, 3, 5), welches meist im vorderen Drittel des Körpers situirt ist, sich jedoch zuweilen auch unterhalb des Kernes zieht (Taf. XVII, Fig. 6), wie Aehnliches von dem nahe verwandten Chlamydomonas bereits bekannt ist.

Das Stigma zeigt auch hier die charakteristischen Bestandtheile und ist meist von minimaler Grösse (1,5—2 μ Durchmesser); zuweilen jedoch konnte ich wahrhaft colossale Augenflecke beobachten, welche, etwas in den Körper eingesenkt, ganz die Gestalt einer planconvexen Linse hatten (Taf. XVII, Fig. 5); ähnliche Stigmata finden sich nicht selten bei Volvox globator und minor.

Zuweilen zerfällt die Pigmentosa des Augenfleckes in einzelne Tröpfchen, welche sich dann im Vorderende anhäufen (Taf. XVIII, Fig. 2).

Bezüglich der Function dieser Augenflecke verweisen wir auf den physiologischen Theil.

e) Verschiedenartige Einschlüsse.

1. *Oel.* Die Oeltröpfchen des Stigmas wurden bereits erwähnt; es sind jedoch bei den Polytomeen auch noch anderweitige Oelbildungen bekannt. So erwähnt Ant. Schneider[1]) von degenerirenden Individuen der Polytoma uvella, dass „die Leibessubstanz eine dunklere, fettartige Contour bekomme“, worauf die Zelle zu Grunde gehe. Wir sehen hier also farbloses Oel als Degenerationsproduct auftreten. Jedoch auch an vollkommen gesunden, lebenskräftigen Individuen kann sich dasselbe bilden, wie ich dies z. B. an einem etwas abnorm ausgebildeten, jedoch lebenskräftigen Individuum beobachten konnte, dessen hintere Körperhälfte einen grossen, fettglänzenden, rundlichen Tropfen enthielt (Taf. XV, Fig. 8), ähnlich demjenigen, den Stein[2]) bei Atractonema teres St. und Sphenomonas quadrangularis St. zeichnet. Beiläufig sei erwähnt, dass ich bei Atractonema mit Bestimmtheit constatiren [illegible]te, dass Stein's „gallertartiger Körper“ ein Fetttropfen ist, [illegible]h zuweilen excessirt vergrössern kann.

[illegible]othes Oel dagegen konnte ich bei Chlamydoblepharis brunnea

---

[1]) A. Schneider, Loc. cit., p. 194.

[2]) Fr. Stein, Op. cit., Tab. XXIII, Fig. 40—41 und Fig. 49—50.

constatiren, bei welcher Form ein schlecht genährtes, kugelig zusammengezogenes Exemplar mehrere grosse Fetttropfen von ca. $2^1/_2$ μ Durchmesser zeigte, deren ziegelrothe Farbe ganz den Oeltröpfchen der Vampyrellinen entspricht (Taf. XVII, Fig. 4).

2. *Pigmente.* Perty[1]) erwähnt zuerst eine bräunliche Polytoma, welche er als var. hysginoides seu rostrata bezeichnete.

Diese Form konnte zwischen zahlreichen farblosen Individuen zuweilen wahrgenommen werden (Taf. XV, Fig. 7). Der Farbstoff war bei diesen Individuen an kleine, kugelige, braune Pigmentkörnchen von verschiedener Grösse gebunden, welche um den Zellkern im centralen Theile der Zelle liegen und dieselben theils nur sehr lichtockerfärbig, theils dunkelbraun, ja zuweilen ganz rostroth färbten. Nachdem ich solche Individuen sich auch theilen sah, so muss jeder Zweifel an der Selbstständigkeit dieser Form schwinden, und wir können dieselbe unmöglich als eine Krankheitsform auffassen.

Wie schon erwähnt, ist die von Schneider beschriebene grüne Form von Polytoma wohl nur als Chlamydomonas tingens A. Br. zu betrachten; die Blaufärbung mancher Individuen haben wir schon gelegentlich der Stärkebildungen besprochen und weitere Pigmente sind nicht bekannt.

3. *Excretkörnchen.* Dieselben finden sich bei allen bekannten Formen zwischen den Amylumkörnchen zerstreut und sind durch ihre stärkere Lichtbrechung, welche sie fast schwarz erscheinen lässt, von ersteren unschwer zu unterscheiden. Manche, besonders ältere, ausgewachsene Individuen enthalten sehr zahlreiche derartige Körnchen, welche sich dann an verschiedenen Stellen des Körpers anhäufen; vielleicht haben wir auch das oben beschriebene braune Pigment als ein ebensolches Product aufzufassen.

Die Excretkörnchen sind, wie auch ihr Name andeutet, als überflüssige, abgeschiedene Stoffwechselproducte zu betrachten, welche auch bei zahlreichen anderen Algen und Infusorien bekannt sind.

f) Der Nucleus.

Der erste Beobachter, dem wir eine ausführlichere Beschreibung der uns hier interessirenden Pflanzen verdanken, Ehrenberg[2]), be-

1) M. Perty, Kleinste Lebensformen, p. 175.
2) Ehrenberg, Infusionsthierchen, p. 24.

merkte schon den Zellkern, beschreibt ihn aber seinen übrigen Auffassungen gemäss als „eine homogene, durchscheinende Samendrüse von kugeliger Form", welche im mittleren Theile des Körpers situirt ist; seine Abbildungen lassen nichts hiervon erkennen. Auch Perty blieb die Erkenntniss des Nucleus verschlossen; richtigeren Auffassungen begegnen wir erst bei Cohn[1]), denn genannter Autor äussert sich hierüber folgendermassen: „Einen Kern konnte ich während des Lebens nicht deutlich machen; behandelte ich jedoch mit Alkohol, so trat in der Mitte des Körpers eine lichtere Stelle mit einem centralen Körperchen hervor, die vielleicht einem Kern entsprechen mag."

Ganz zuverlässige Nachrichten giebt uns erst wieder Schneider, der sowohl die Gestaltungsverhältnisse des Kernes richtig erkannte, als uns auch Nachrichten über das Verhalten desselben bei der Kerntheilung giebt. Die übrigen Autoren erweitern unsere diesbezüglichen Kenntnisse nicht, so dass wir zur Beschreibung der Kernverhältnisse der hierher gehörigen Formen übergehen können.

Der Kern ist immer nur in der Einzahl vorhanden, und bei den verschiedenen Formen von Polytoma an recht verschiedenen Stellen des Körpers situirt. Zumeist liegt er in der Mitte des Körpers und zwar central, jedoch etwas gegen das Geisselende zu verschoben (Taf. XV, Fig. 1, 3, 6 etc.); bei vielen Formen jedoch zieht er sich gegen die Seiten des Körpers (Taf. XV, Fig. 12, 13, 15), oder er findet sich nahe unterhalb des Vacuolensystemes (Taf. XV, Fig. 2, 4, 8), wie unsere Abbildungen genug Beweise liefern.

Die Grösse des Zellkerns ist ziemlich variabel und steht mit der Körpergrösse in engstem Zusammenhange; bei den jüngsten Individuen, deren Länge kaum 9 μ erreicht, ist der Durchmesser des Kernes nur 2 μ; bei den meisten mittelgrossen und ausgewachsenen Exemplaren dagegen 3 μ, ja in einzelnen grossen Dauercysten erreicht er sogar den ansehnlichen Durchmesser von 6 μ!

Der Aufbau des Kernes ist höchst einfach; es ist dies ein typischer, sog. „bläschenförmiger Kern" mit ziemlich grossem Nucleolus, den eine nur dünne Kernsaftzone umgiebt, diese letztere wird von einer äusserst feinen Kernmembran umschlossen, wie ich dies nach Essigsäure-Hämatoxylinbehandlung deutlich wahrnehmen

---

1) Cohn, Entwickelungsgeschichte etc., p. 135.

konnte, obwohl Schneider[1]) dieselbe leugnet. Bei derselben Behandlung konnten sich in dem Nucleolus deutlich mehrere (meist 7—8), sich stärker färbende, rundliche Scheibchen wahrnehmen lassen, welche dicht nebeneinander stehend das Kernkörperchen an seiner Peripherie in einer sanft ansteigenden Spirale umziehen (Taf. XV, Fig. 14). Diese Beobachtung steht in der Literatur nicht vereinzelt da; schon im Jahre 1884 berichtete G. Entz[2]) über ganz gleiche Gebilde an dem Kerne einiger mariner Infusorien, wie Dysteria armata, Codonella beroïdea und Zoothamnium Mucedo.

Ueber die neue Form Chlamydoblepharis stehen uns natürlich keinerlei Literaturangaben zur Verfügung. Auch hier liegt der Kern an sehr verschiedenen Theilen des Körpers, jedoch auch zumeist central (Taf. XVII, Fig. 1, 2, 7). Die Grösse desselben schwankt zwischen 3 und $4^1/_2$ μ, beträgt jedoch zumeist 3 μ.

Der schon meist auch an lebenden Exemplaren gut sichtbare Kern ist bläschenförmig mit relativ etwas kleinerem Nucleolus als Polytoma; das Kernkörperchen zeigte auch hier bei Anwendung von Reagentien deutlich jene eigenthümlichen spiralig angeordneten Scheibchen (Taf. XVIII, Fig. 2), welche auch den Nucleolus von Polytoma charakterisiren.

VI. Fortpflanzungsverhältnisse.

Die Kenntniss der Fortpflanzungsverhältnisse der uns interessirenden Wesen fällt mit der Entdeckung derselben zusammen, da ihr erster Beobachter Leeuwenhoek sowohl die Vier- als auch Achttheilung von P. uvella beschreibt, und auch die übrigen Forscher des 18. Jahrhunderts, wie Wrisberg, Spallanzani und O. Fr. Müller verschiedene Theilungszustände constatiren konnten.

Zu einer genaueren Erkenntniss dieser Vorgänge gelangte erst Ehrenberg[3]), der bei Polytoma uvella die Fortpflanzungsverhältnisse systematisch verwendet, indem er die Gattung Polytoma

1) Schneider, Op. cit., p. 192.

2) G. Entz, Die Infusorien des Golfes von Neapel, 1883.

3) Ehrenberg, Die Infusionsthierchen etc., p. 24.

seine „[illegible]" denn auf Grund der unvollkommenen Abschnürung der Individuen von Uvella (= Anthophysa vegetans) abtrennt und zu einer selbständigen Gattung erhebt. Ehrenberg gelangte nämlich noch nicht zu vollkommen klaren Begriffen über die Theilung, welche er nur für eine unvollständige Abschnürung hielt.

Auch Perty sowie Cohn beobachteten die Vermehrung durch Theilung und ersterer machte schon auf das Unterscheidungsmerkmal gegen Chlamydomonas aufmerksam, dass die Theilungssprösslinge von Polytoma in fortwährender Bewegung bleiben.

Sehr ausführliche Beobachtungen über die Fortpflanzung von Polytoma verdanken wir A. Schneider[1]; dieselben geben in sehr exacter Weise die verschiedenen Modificationen der Theilungen sowie die Beschreibung des Ruhezustandes, dessen Entdeckung übrigens eigentlich das Verdienst Frd. Cohn's ist.

Im Jahre 1873 erschienen Dallinger und Drysdale's Beobachtungen über die Entwickelungsgeschichte der Monaden, welche auch für Polytoma neue diesbezügliche Daten bringen; dieselben sind jedoch von allem bisher Bekannten so abweichend, dass wir ihnen nothgedrungen an dieser Stelle eine eingehendere Berücksichtigung zuwenden müssen.

Genannte Autoren beschreiben nämlich Copulation zweier Individuen; in den hierdurch entstehenden umhüllten Zygoten soll dann nach einiger Zeit eine vibrirende Bewegung bemerkbar werden. Später bricht angeblich die Hülle auf, wodurch eine nebelartige Masse austritt, in welcher zahlreiche punktförmige Körnchen, Sporen, enthalten sind, welche sich dann zu einzelnen Polytoma-Individuen entwickeln.

Ein anderer Fortpflanzungsmodus soll darin bestehen, dass der hintere Theil des Körpers platzt und die darin enthaltenen Granulationen ausstösst; diese amorphen Körperchen sind mehr oder weniger geballt und vollkommen durchsichtig; bei 2500facher Vergrösserung sehe man sie, sich immer mehr vergrössernd, ausschlüpfen und zugleich vibrirende Bewegungen zeigen, gleich kleinen Bakterien, und im Verlaufe von 4—5 Stunden wachsen auch diese bakterioiden Sporen zu neuen Polytomeen aus.

1) Schneider, Op. cit., p. 194—197.

2) W. H. Dallinger and J. Drysdale, Researches on the life-history of the Monads. Monthly micr. journ., 1873.

Soweit die Untersuchungen der beiden englischen Autoren. Obwohl eine Fortpflanzung durch — unseren optischen Hilfsmitteln nicht oder nur schwer zugänglichen — Sporen nicht unmöglich, ja, bei Berücksichtigung mancher, hier nicht näher zu erörternder Gründe sogar nicht unwahrscheinlich ist, so können wir doch bezüglich der von Dallinger und Drysdale beschriebenen eigenthümlichen Vermehrung nicht unsere schwerwiegenden Bedenken unterdrücken, wie ja auch P. Dangeard[1]) das von den englischen Autoren Vorgebrachte für unwahrscheinlich hält.

Vor Allem möchte ich eine Bemerkung vorbringen, welche sich auf den letzt beschriebenen Fortpflanzungsmodus bezieht. Ich kann mich nämlich hierin ganz O. Bütschli[2]) und A. Balbiani anschliessen, wenn diese Forscher bei Besprechung von Dallinger und Drysdale's Untersuchungsergebnissen diese Ansicht für nicht richtig erklären, da die beiden englischen Forscher die Amylumkörner als Sporenmutterzellen beschrieben hatten; es ist wohl überflüssig zu betonen, dass in diesem Falle jede weitere Entwickelung unmöglich ist; bezüglich der ersteren oben erwähnten Beobachtungen dagegen stehen uns die neueren Untersuchungen Krassilstschik's zur Seite, aus denen hervorgeht, dass bei Polytoma zwar gelegentliche Copulation vorhanden ist, die Weiterentwickelung der Zygoten jedoch nach dem Typus der übrigen Chlamydomonadineen erfolgt, wie dies schon a priori wahrscheinlich war.

Ich glaube mich daher mit vollem Rechte Dangeard, Bütschli und Balbiani anschliessen zu können, um mit diesen Autoren die Beobachtungen Dallinger und Drysdale's als unrichtig entschieden zurückzuweisen.

Fünf Jahre nach dem Auftreten der mehrfach erwähnten englischen Autoren gab uns Stein seine vortrefflichen Abbildungen von Polytoma[3]) und erweiterte unsere Kenntnisse durch Bekanntmachung dickwandiger Cysten, welche möglicher Weise Zygoten entsprechen, und auf welche wir noch zurückkommen werden.

Einen vollständigen Ueberblick der Fortpflanzungsverhältnisse gab uns erst der russische Forscher Krassilstschik[4]), welcher

---

1) P. A. Dangeard, Recherches etc., p. 114.

2) O. Bütschli, Flagellaten, p. 783.

3) Stein, Op. cit., Tab. XIV, Abth. V, Fig. 14—28.

4) J. Krassilstschik, Zur Entwickelungsgeschichte u. Systematik d. Gattung Polytoma Ehrb. Zool. Anz. 1881, p. 426—429.

zuerst in exacter Weise die Zygotenbildung und die Theilungsmodificationen beschreibt; der neueste Beobachter dieser Form, Dangeard, bringt schon Bekanntes und unwesentliche Daten vor.

Bei einem allgemeinen Ueberblick der Vermehrungsverhältnisse der Polytomeen haben wir die ungeschlechtliche sexuelle Fortpflanzung sowie die Dauercystenbildung zu unterscheiden und getrennt zu betrachten.

A. Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Dieselbe erfolgt durch mehrere hintereinander folgende Theilungen, wodurch bis acht Theilungssprösslinge, nach Dallinger und Drysdale zuweilen auch 16, gebildet werden; charakteristisch ist jedoch, dass sämmtliche Theilungen unter fortwährenden raschen Bewegungen sich vollziehen.

Die Richtung der ersten Theilungsebene liegt sowohl bei Polytoma als auch Chlamydoblepharis immer quer auf der Längenachse; Stein[1]) und Mereschkowsky[2]) zeichnen jedoch auch solche Formen, bei denen die erste Theilung in schiefer Richtung verläuft; auch ich konnte dies, sowohl bei Polytoma als auch bei der anderen Gattung zuweilen constatiren (Taf. XVI, Fig. 5; Taf. XVIII, Fig. 7). Die Theilung beginnt immer an einer Seite und schreitet so einseitig vor; zuweilen jedoch theilen sich die Sprösslinge nur unvollständig, wodurch Zwillingsformen entstehen, welche mit vollständig ausgebildeten Vorderenden, zwei Geisselapparaten etc., ausgerüstet und nur mit ihrem Hintertheile verschmolzen sind[3]).

Der Zelltheilung geht immer die Theilung der Kerne voraus; dieselbe wird dadurch eingeleitet, dass sich der Nucleus etwas in die Länge streckt, bisquitförmig wird, worauf er durch eine Scheidewand in zwei Tochterkerne zerfällt (Taf. XVI, Fig. 6).

An der Theilung nehmen auch die Amylumkörner Theil, indem sie sich in den Theilungshälften gleichmässig vertheilen; bezüglich der Excretkörnchen ist es nur wahrscheinlich, dass sie wenigstens zum Theile gelegentlich vor der Multiplication ausgestossen werden,

1) Stein, Op. cit., Tab. XIV, Fig. 16, 17.

2) Mereschkowsky, Protozoën des nördlichen Russlands, p. 183, Tab. X, Fig. 19, 20.

3) Conf. hierüber: O. Bütschli's Flagellatenbearbeitung, p. 757.

wie dies von anderen einzelligen Wesen bekannt ist; wenigstens glaube ich dies hier aus dem Umstande schliessen zu können, dass ich solche frisch getheilte Chamydoblepharis-Individuen fand, in deren Gehäuse ausser den beiden Tochterzellen sich noch mehrere Excretkörnchen fanden (Taf. XVIII, Fig. 8).

Der Augenfleck konnte in Theilung nicht beobachtet werden; dagegen kann ich mit Bestimmtheit behaupten, dass die Vacuolen in den Theilungssprösslingen durch Neubildung entstehen, denn an ganz jungen Tochterzellen von Chlamydoblepharis waren dieselben noch gar nicht ausgebildet.

Zuweilen finden keine weiteren Theilungen statt, sondern die so gebildeten zwei Tochterzellen verlassen die gemeinschaftliche Hülle. In diesem Falle entwickeln sich an den zwei neuen Zellen die Geisseln, deren Bewegungen langsames Rotiren und so die Durchbrechung der Mutterhülle verursachen (Taf. XVI, Fig. 8).

Diese Theilungssprösslinge besitzen innerhalb der gemeinsamen Hülle noch nicht die typische Form der ausgebildeten Polytoma, sondern erinnern diesbezüglich mehr an Chlamydomonas obtusa. Bezüglich der Form hätte ich noch eine Bemerkung. Die Theilungsebene ist nämlich nicht immer vollkommen gerade, sondern zuweilen etwas wellenförmig, und dies kommt in der Körperform der Tochterzellen auch häufig zum Ausdrucke (Taf. XVI, Fig. 5, 8).

Die Geisseln sind Anfangs nicht so lang wie der Körper, während sie doch an den wohl entwickelten Exemplaren die Körperlänge übertreffen, was einen neuen Beweis für das langsame Auswachsen derselben aus dem Körper bildet. Während die Geisseln der alten Polytomeen aus starrem Protoplasma bestehen, sind dieselben bei jungen Individuen gerade im Gegentheil sehr beweglich; ähnlich der Geissel von Euglena schwingen sich diese bis an ihr Ende gleich dicken Gebilde lebhaft mit schlangenartigen Windungen hin und her (Taf. XVI, Fig. 8, 11). Besonders auffallend war an diesen jungen Individuen der überaus unverhältnissmässig grosse Kern, welcher bis 3 μ im Durchmesser hat und durch einen sehr grossen Nucleolus ausgezeichnet ist.

Innerhalb der Mutterhülle findet in der ersten Zeit ein sehr rasches Wachsthum statt, welches die elastische Hülle stark ausdehnt, so dass in einem Falle zwei eben frei gewordene Individuen bis 12 μ in der Länge und 6 μ in der Breite maassen; an denselben

waren übrigens schon zwei dunkelrothe, im Vordertheile der Zellen liegende Augenflecke ausgebildet, während den distalen Theil des Körpers zahlreiche Amylumkörner erfüllten.

Mit Anfangs leisen, später immer lebhafter werdenden Bewegungen sprengen die Individuen die gemeinschaftliche Umhüllung, worauf sie mit grosser Schnelligkeit ausschwärmen.

Bei Chlamydoblepharis scheinen keine weiteren Theilungen einzutreten, sondern die zwei Theilungssprösslinge sprengen durch ihre lebhaften Rotationen die sich langsam erweichende und auflösende Schale (Taf. XVIII, Fig. 7, 8), um nach kürzerem oder längerem Schwärmen wieder neue Theilungen einzugehen.

Bei Polytoma dagegen treten in der Mehrzahl der Fälle jedoch noch weitere Theilungen ein, und zwar erfolgt nun eine meist simultane Viertheilung, welche einer Längstheilung entspricht, indem die sich nun bildenden Scheidewände fast senkrecht auf die vorigen stehen (Taf. XVI, Fig. 11).

Zuweilen jedoch erfolgt die Zweitheilung der beiden Tochterzellen nur succedan, indem sich zuerst die eine derselben theilt, während die andere intact bleibt. Noch interessanter gestaltet sich dies durch den Umstand, dass zuweilen diese zweite Querscheidewand auf der ersten nicht senkrecht, sondern in einem spitzen Winkel steht, und so die zweite Tochterzelle in ungleiche Hälften zerlegt (Taf. XVI, Fig. 7).

Es wechselt also bei Polytoma Quer- und Längstheilung scheinbar miteinander ab, wie dies schon Ehrenberg bemerkt; bei näherer Betrachtung dieser Vorgänge finden wir aber nur Längstheilung; ich kann die Ausführung dieses Gedankens am besten mit Bütschli[1]) wiedergeben: „In Bezug auf die Sprösslinge selbst scheinen nach Stein's Abbildungen die Furchungsebenen quer orientirt zu sein. Dies hängt damit zusammen, dass schon vor der ersten Quertheilung sich eine Art völliger Verlagerung der Regionen des Polytoma-Körpers zu vollziehen scheint. Dabei wird nämlich die Seite des Körpers, wo die Einschnürung zuerst beginnt, zur Vorderregion der beiden Sprösslinge, so dass also im Hinblick auf die Regionen der letzteren die Theilungsebene eigentlich eine Längsebene darstellt,

1) Bütschli, Op. cit., p. 756.

wodurch also ein gewisser Anschluss an die gewöhnliche Längstheilung der übrigen Chlamydomonaden vermittelt wird."

Ich kann mich Bütschli hinsichtlich dieser Ausführungen vollkommen anschliessen; thatsächlich bilden sich — falls die Theilung nicht weiter schreitet — die neuen Vacuolen am seitlichen, jenem Rande des Körpers aus, an welchem die die Theilung einleitende Einschnürung beginnt, so dass also dieser Theil dem proximalen Körpertheile der Tochterzellen entspricht.

Nach der in regelmässiger Weise erfolgten Viertheilung folgt zumeist ein eigenthümlicher Vorgang, der darin besteht, dass die Theilungssprösslinge sich in besonderer, schon von Schneider[1]) bekannt gemachter Weise anordnen, da nämlich je zwei Individuen mit den Spitzen alle in der Richtung der longitudinalen Achse der Zellen zu liegen kommen (Taf. XVI, Fig. 14).

In diesem Stadium sind meist in den einzelnen Zellen ausser dem Nucleus noch das Stigma und zumeist am ovalen Pol jene kleine Warze zu bemerken, von welcher die Geisseln zu entspringen pflegen (Taf. XVI, Fig. 14). Diese letzteren sind in diesem Stadium nur selten sofort ausgebildet; Dallinger und Drysdale und Mereschkowsky bilden jedoch derartige Formen ab.

Nach Krassilstschik[2]) ist mit der Viertheilung für gewöhnlich der Divisionscyclus der Polytomeen abgeschlossen und nur bei der direct aus Zygoten oder Dauercysten entstandenen ersten Generation soll die Achttheilung vorkommen. Dem können wir jedoch Bütschli's[3]) Beobachtung entgegenstellen, da dieser Autor bei einer als P. spicata bezeichneten Form eine ganze Serie von aufeinander folgenden Achttheilungen beobachtet haben will.

Im Falle der Achttheilung pflegt dann eine in der Längenachse der Mutterzelle verlaufende Scheidewand in den einzelnen Formen aufzutreten, wodurch drei Zellen entstehen, welche folgendermassen gruppirt sind (vergl. Taf. XVI, Fig. 13):

Unterhalb des Geisselpoles liegen quer zwei, unterhalb derselben vier Zellen, welche je zu zwei in der Längen- und Querachse liegen; am aboralen Pole sind wieder zwei Zellen quer situirt.

---

1) Schneider, Op. cit., p. 195.
2) Krassilstschik, Op. cit., p. 427.
3) Bütschli, Flagellaten, loc. cit., p. 755.

[illegible] Fälle meist finden wir
[illegible] vergl.
[illegible] diesem Stadium den
[illegible]
[illegible] Organisationsbestand-
[illegible] Hülle und
[illegible]
[illegible] vollführt die
[illegible] Bewegungen [illegible]
[illegible] Theilungsstadien.
[illegible] Fig. [illegible] bei allen
[illegible] entwickelt.
[illegible] unmittel-

[illegible] kann noch
[illegible] in gar
[illegible] und Stein
[illegible] erfahren, dass
[illegible] Zusammen-
[illegible] anführen.
[illegible] davon
[illegible] Abschnürungsstellen
[illegible] Sprösslinge
[illegible] bei
[illegible] eine kleine Plasma-



dienen mag?) eine kleine Protoplasmaansammlung annehmen, welche die Bewegung vermittelt und auch später nach dem Ausschwärmen der Tochterzellen erhalten bleibt.

Bei manchen Achttheilungszuständen waren die beiden Geisseln der Mutterzelle auffallend klein, eine Thatsache, welche wieder zu Gunsten der Annahme spricht, das Schwinden der Geisseln nicht durch Abwerfen derselben, als vielmehr durch langsames Rückziehen in das Geisselplasmareservoir zu erklären[1]).

B. Sexuelle Fortpflanzung.

(Die Conjugation.)

Dallinger und Drysdale waren die Ersten, die bei Polytoma auf das Vorhandensein auch einer geschlechtlichen Fortpflanzung hinwiesen und die Copulation zweier Individuen beschrieben; doch ist die von ihnen mitgetheilte weitere Entwickelung der Zygoten entschieden auf unrichtigen Beobachtungen fussend, wie dies im allgemeinen Ueberblicke der Vermehrung eingehender erörtert wurde. Die Copulation wurde erst von Krassilstschik eingehender beobachtet und sowohl die Bildung der Zygote, als auch das Keimen derselben richtig beschrieben.

Die sexuelle Fortpflanzung resp. die Copulation wird ebenfalls durch eine Reihe von Theilungen eingeleitet, und zwar copuliren nach dem mehrfach citirten russischen Autor[2]) nur Individuen der zweiten Generation, welche durch Viertheilung der Mutterzellen entstanden sind. Demgegenüber muss ich jedoch bemerken, dass nach meinen Beobachtungen die Copulation nicht nur zwischen aus Viertheilungszuständen frei gewordenen Individuen stattfindet, sondern auch solche Polytomeen copuliren, welche aus Achttheilungen hervorgegangen sind.

Was die Grösse der copulirenden Individuen betrifft, so erwähnt Krassilstschik, dass sich dieselben durch besondere Grösse auszeichnen sollten; ich kann dies jedoch nicht bestätigen, im Gegentheil, die von mir beobachteten copulirenden Paare schienen mir

1) Vergl. hierüber: E. Strasburger, Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung, 1892, p. 77.

2) Krassilstschik, Loc. cit., p. 427.

kleiner zu sein, um die Durchschnittsgrösse erreichen zu können. Grössendifferenzen der einzelnen Polytomen, welche eine Unterscheidung von Makro- und Mikrozoiden erlauben würden, waren nicht bemerkbar; Krassilstschik giebt an, zuweilen kleinere und grössere Individuen in Copulation gesehen zu haben[1]), erwähnt jedoch sofort, dass genaue Beobachtungen über die Entwickelung isolirter Polytomeen nur einerlei Zoosporen nachweisen konnten.

Der Copulationsvorgang selbst findet folgendermassen statt:

Nach einer gewissen Reihe von Theilungen schreiten die Sprösslinge zumeist gleich nach dem Austritte aus der Mutterhülle zur Copulation, nachdem sie einige Stunden umhergeschwärmt sind und während dieser Zeit an Körpergrösse zugenommen haben.

Die Copulation findet zu allen Tageszeiten statt; zumeist jedoch konnte ich sie in den ersten Vormittagsstunden beobachten.

Die copulirenden Individuen haften mit den spitzen, vorderen Enden zusammen (Taf. XVI, Fig. 16) und legen sich seitlich aneinander, wie dies von Schwärmsporen von Ulothrix oder Hydrodictyon beschrieben wurde, wobei zuerst die Geisselbasis verschmilzt. Im weiteren Verlaufe der Copulation verschmelzen auch die Kerne, was zuerst Krassilstschik nachwies[2]). Ganz deutlich konnte man sogar auch an lebenden Copulationspaaren beobachten, wie die beiden Kerne immer näher zu einander rückten, bis sie sich berührend platt aneinanderliegend copuliren, während die Vacuolen um diese Zeit verschwinden. Die Geisseln werden erst in einem späten Stadium der Copulation eingezogen; bis dahin sind die Paare in unaufhörlich tanzender, rollender, sehr rascher Bewegung.

Als Resultat der Copulation bildet sich eine kleine, kugelrunde Zygote, welche auf ihrer Oberfläche eine ziemlich dicke, consistente, derbe Membran, die keinerlei Verzierungen aufweist, ausscheidet (Taf. XVI, Fig. 17).

In der fertigen Zygote können wir nur schwer den Zellkern unterscheiden, da derselbe zumeist von den zahlreichen Stärkekörnchen verdeckt wird, welche die Zelle erfüllen und zuweilen den Anschein bieten, als ob sie in concentrischen Ringen gelagert wären.

---

1) Op. cit., p. 428.
2) Op. cit., p. 427.

Das Plasma der Zygoten ist dicht und stark granulös; ich konnte in demselben auch Excretkörnchen constatiren.

Die Grösse der Zygoten beträgt bis 12 μ im Durchmesser und auch der Kern derselben kann bis 6 μ erreichen.

Die Zygotenkeimung erfolgt entweder durch Erregung einer Fäulniss oder dadurch, dass wir dieselben mit dem Wasser austrocknen lassen und dann frisches Wasser hinzusetzen, wie dies nach Krassilstschik[1]) der Fall sein soll, während Schneider[2]) dies in Abrede stellt; meine diesbezüglichen Versuche ergaben die Richtigkeit der ersteren Angaben.

Bei der Keimung bilden sich je nach der Grösse der Zygoten entweder zwei junge Individuen, oder es erfolgt noch eine Theilung, worauf die so entstandenen Jungen ausschwärmen.

Der ganze Entwickelungscyklus einer Polytoma beträgt nach Krassilstschik ca. 3—14 Tage.

C. Der Dauerzustand.

Der erste Forscher, welcher uns Mittheilungen über den Dauerzustand von Polytoma macht, ist Frd. Cohn[3]), der „diesen protococcusartigen Ruhezustand" nur kurz beschreibt; ausführlichere Mittheilungen geben Schneider[4]), Stein's[5]) Atlas, Krassilstschik und Dangeard[6]), letzterer, ohne Kenntniss von der Arbeit des russischen Forschers zu haben.

Der Dauerzustand pflegt in den Infusionen meist mit Aufhören der Fäulniss einzutreten oder dann, wenn die zur Nahrung dienenden organischen Stoffe zum grössten Theil aufgezehrt sind, und zwar pflegt dann eine ganze Encystirungsepidemie einzutreten; Aehnliches ist bezüglich der Conjugation gewisser ciliater Infusorien bekannt.

Bei der Encystirung treten sowohl junge als auch vollkommen ausgewachsene Individuen in den Ruhezustand, woraus sich dann die sehr variable Grösse der Dauercysten erklären lässt. Dieselben

1) Op. cit., p. 428.
2) Schneider, Loc. cit., p. 197.
3) Cohn, Entwickelungsgeschichte etc., p. 137.
4) Op. cit., p. 197.
5) Stein, Loc. cit., Tab. XIV, Fig. 27, 28.
6) Dangeard, p. 114.

wechseln im Umfange zwischen 9—12 μ. Die Dauercysten sind übrigens von Zygoten kaum zu unterscheiden, und nur die lückenlose und genaue Verfolgung der Entstehungsgeschichte ermöglicht uns dieselben von den Zygoten zu unterscheiden.

Bei der Bildung des Ruhezustandes ziehen die schwärmenden Zellen ihre Geisseln ein, der Körper rundet sich ab und zieht sich innerhalb der Hülle zusammen; die Vacuolen verschwinden, während die Amylumkörnchenbildung zunimmt. Mit diesen Vorgängen zugleich verdickt sich auch die äussere Membran (Taf. XVI, Fig. 15); Stein bildet eine mit excessirt dicker Membran versehene derartige Dauercyste ab[1]).

Die fertige Dauerzelle besteht aus dichtem Protoplasma voll Amylumkörnchen, durch welche der Zellkern nur undeutlich hervorschimmert. Ich glaubte wahrnehmen zu können, dass sich der Zellinhalt in diesen Ruhezuständen mehr von der Membran zurückzog als bei den Zygoten (Taf. XVI, Fig. 15).

Auch Chlamydoblepharis kann in den Ruhezustand übergehen; derselbe bildet sich in derselben Weise wie bei Polytoma, natürlich innerhalb der Gehäuse (Taf. XVII, Fig. 8); auch die sonstigen morphologischen Détails sind mit denen bei Polytoma so übereinstimmend, dass ich bei Beschreibung derselben in Wiederholungen verfallen müsste (conf. Taf. XVIII, Fig. 3).

Durch die dicke Membran sind diese kugeligen Zellen befähigt, vollständige Austrocknung ohne jeden Schaden auszuhalten; die Entstehung der neuen Individuen erfolgt auf ganz demselben Wege wie bei Keimung der Zygoten von Polytoma.

Wenn wir nun einen vergleichenden Blick auf die soeben geschilderten Fortpflanzungsverhältnisse werfen, so sehen wir als specifische Eigenthümlichkeit derselben, dass die Theilungen in beweglichem Zustande erfolgen; die geschlechtliche Fortpflanzung dagegen den denkbar einfachsten Fortpflanzungsmodus vorstellt, wobei wir noch keine Differenzirung männlicher und weiblicher Elemente constatiren können, und in diesen beiden charakteristischen Merkmalen ruht auch der eine Hauptunterschied zwischen den Chlamydomonaden und Polytomeen, wie bei Beurtheilung der systematischen Verhältnisse noch näher dargelegt werden soll.

---

1) Stein, Tab. XIV, Fig. 27, 28.

VII. Physiologisch-biologische Beobachtungen.

A. Bewegungserscheinungen.

1. *Metabolie.* Körpercontractionen sind, wenn auch nur in beschränktem Maassstabe, sowohl bei Polytoma als auch Chlamydoblepharis leicht zu beobachten; hierher gehört z. B. die schnabelförmige Zuspitzung des Vorderendes (Taf. XV, Fig. 9), aber auch zuweilen der hinteren Körperpartien, welche nicht selten an den schwärmenden Individuen zu beobachten sind (Taf. XV, Fig. 15); hierher gehören auch jene langsame Körperstreckungen, durch welche die jungen, frisch entstandenen Theilungssprösslinge, welche noch rundlich sind, die ovoide Form der ausgebildeten Polytomeen annehmen. Wir dürfen jedoch nicht ausser Acht lassen, dass all' diese Bewegungen, welche auf Contractionserscheinungen zurückführbar sind, nur sehr langsam erfolgen und natürlich nur innerhalb der Membran resp. Schale, welche selbst nicht contractil, sondern nur elastisch ist.

2. *Geisselbewegungen.* Aeusserst lebhaft ist jene Locomotion, welche durch die Geisselbewegung hervorgerufen wird.

Die meist ziemlich starren Geisseln verursachen durch ihre peitschenden Bewegungen eine Rotation des Körpers, der, wie Schneider[1]) treffend bemerkt, um einen Mittelpunkt kreisförmige Pendelschwingungen macht.

Bei der Bewegung, welche gleichmässig meist in gerader Richtung und nur selten in kleineren oder grösseren Kreisen stattfindet, ist das Geisselende immer nach vorn gerichtet. Die Bewegung der Theilungszustände ist eine raschere, taumelnd unregelmässige, und wird am besten mit dem Ausdruck Ehrenberg's[2]) „tanzend" wiedergegeben.

Häufig suchen die in gerader Richtung schwimmenden Polytomeen plötzlich umzukehren und wenden hierbei das geisseltragende Vorderende langsam um.

Jedem Beobachter dieser zierlichen Wesen ist es wohl bekannt, dass in den Präparaten nach kurzer Zeit eine grosse Anzahl Poly-

---

1) Schneider, Op. cit., p. 194.

2) Ehrenberg, Infusionsthierchen, p. 24.

tomeen sich theils an dem Deckglase, theils an dem Objectträger mit Hilfe der Geisseln festheftet; diese Individuen gehen dann häufig in den Dauerzustand über.

Auch Chlamydoblepharis zeigt ähnliche, wenngleich schwerfälligere Bewegungen; haben doch hier die keineswegs kräftig ausgebildeten Geisseln durch die Schale eine unverhältnissmässig grössere Last zu bewegen.

B. Verhalten gegen physikalische Einflüsse.

1. *Phototaxie.* Aufmerksame wiederholte Beobachtungen ergaben für Polytoma uvella relativ schwache Photophobie; die Individuen scheinen sich zumeist aus der grellen Lichtsphäre des Diaphragmakegels zu retten zu suchen, wie ich dies bereits a. a. O. mitgetheilt habe[1]); den Grund dieses eigenthümlichen Verhaltens zu ermitteln, dürfte bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse noch kaum möglich sein.

2. *Thermotaxie.* Bei der oben erwähnten Form konnte, wenn auch in sehr schwachem Maassstabe, Thermophobie constatirt werden; die strahlende Wärme bringt eben auch bei diesen Volvocaceen dieselben Wirkungen hervor wie das Licht, nur mit dem Unterschiede, dass gemäss der Strahlenintensität natürlich auch die Wirkung eine schwächere und bedeutend weniger promptere sein muss.

Interessante Mittheilungen über das Verhalten von Polytoma uvella zur Wärme verdanken wir Dallinger und Drysdale[2]). Diese Autoren untersuchten eine Anzahl farbloser Formen bezüglich ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Wärme und fanden, dass die genannte Form bis zu 60° C. beweglich bleibt, welche Angabe ich durch eigene Beobachtungen bestätigen kann. Schon bei dieser Temperatur verfallen die Individuen meist in die „Wärmestarre", um mit weiterer Erhöhung des Wärmegrades zu Grunde zu gehen. Die Temperaturgrenze der Lebensfähigkeit der Sporen beträgt nach Dallinger und Drysdale 111° C., wenn dieselben in einer Flüssigkeit suspendirt waren; in trockenem Zustande dagegen ertragen sie bis 121° C., sind also mit ziemlicher Lebenszähigkeit begabt.

1) Francé, Stigmata etc., p. 157.

2) Vergl. Bütschli, Mastigophoren, p. 860—61.

3. *Chemotaxis.* Angeregt durch die hochinteressanten Untersuchungen von W. Pfeffer[1]) über „Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize", welcher für eine mit Polytoma — abgesehen von untergeordneten Merkmalen — fast in Allem übereinstimmende Flagellate, nämlich Chilomonas paramecium Ehrbg., nachwies, dass diese Form durch Fleischextract oder abgerissene Fliegenbeine angezogen wurde, machte ich auch mit Polytoma diesbezügliche Versuche, welche mir sehr schwachen Chemotropismus nachzuweisen erlaubten; die Polytomeen sammelten sich nur in mässiger Anzahl, jedoch entschieden um ihnen vorgelegte Fliegenbeine, Fleischstückchen und andere derartige Substanzen.

C. Ernährungs- und Wohnortsverhältnisse.

Die Polytomeen bieten uns den anziehenden Fall der saprophytischen Ernährung, welcher um so interessanter wird, als das Reserveproduct der Ernährung Amylum ist. Die saprophytische Ernährung bedingt zugleich den Aufenthalt in solchen Medien, welche in genügender Menge faulende Stoffe darbieten, wie dies eben in künstlichen Infusionen der Fall ist. Demgemäss finden wir auch in solchen die zahlreichste Vermehrung der Algen, indem durch die Fäulniss die Fortpflanzung beschleunigt wird; und in welch' hohem Grade das Gedeihen der Polytomeen von der Fäulniss abhängig ist, geht schon aus dem Umstande hervor, dass je nach dem Grade derselben diese Volvocaceen sich vermehren, copuliren und bei Abnahme der faulenden Stoffe Zygoten bilden oder sich encystiren, um jedoch durch Erregung neuer Fäulniss sofort zu keimen. Bei günstigen Lebensbedingungen, zu welchen auch eine gleichmässige Wärme zu rechnen ist, vermehrt sich Polytoma so ungeheuer, dass sie das Wasser geradezu milchig trübt, wie dies schon Ehrenberg und Cohn angaben.

An dieser Stelle muss ich nothgedrungen auf jene Angabe Ehrenberg's[2]) näher eingehen, nach welcher dieser Forscher behauptet, Aufnahme von Indigo in das Körperinnere beobachtet zu haben.

---

1) W. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen etc. Arbeit. des bot. Inst. z. Tübingen, Bd. I, p. 363—483.

2) Ehrenberg, Infusionsthierchen, p. 24.

Man wäre geneigt, diese Angabe ohne Weiteres auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen, wenn nicht dieselbe Behauptung in neuerer Zeit bei Saville Kent[1]) wieder auftauchen würde.

Bei anhaltendem Studium der Polytomaformen löste sich mir jedoch diese für die systematische Stellung hochwichtige Frage von geradezu cardinaler Bedeutung von selbst, indem mir solche Individuen zur Beobachtung kamen, welche ein oder mehrere Inhaltskörnchen deutlich blaugefärbt zeigten; dasselbe konnte ich dann sowohl bei Chilomonas paramecium als auch Cryptomonas ovata constatiren, welch' letztere Form zuweilen ein central gelegenes, relativ colossales blaues Korn zeigte.

Ich glaube diese Thatsache auf eine Lösungserscheinung der Stärke zurückführen zu können und verweise diesbezüglich auf Schneider's schon erwähnte Angabe, nach welcher sich die Stärke zuweilen in blauen Farbstoff umwandeln soll.

Es ist nun nach dem Dargelegten mehr als wahrscheinlich, dass die Behauptung Ehrenberg's und Kent's auf der nämlichen Beobachtung basiren, und ich zögere nicht, gleich Dangeard[2]) zu erklären, dass Polytoma keine geformte Nahrungsstoffe aufnimmt, sondern als wahre Alge sich auf vegetabilischem Wege saprophytisch ernährt.

Im Freien findet man Polytoma selten und nur in wenigen amylumarmen Individuen, welche sich meist am Grunde der Gewässer zwischen abgefallenen Blättern vorfinden, und erst bei längeren Kulturen und eintretender Fäulniss finden wir intensivere Vermehrung.

Polytoma tritt meist in Strassenlachen, Regentonnen, häufig mit Chlamydomonaden und Euglenen zusammen auf, aber auch kleinere, sumpfige Pfützen und Weiher, welche viele humusreiche Stoffe enthalten, sind von dieser zierlichen Alge bevölkert.

Auch Chlamydoblepharis wurde in einem Regenfasse in Gesellschaft zahlreicher anderer Chlamydomonaden, jedoch nur sehr vereinzelt gefunden, entwickelte sich in meinen Kulturen um so massenhafter.

---

1) S. Kent, Manual, p. 301—304; conf. Dangeard, Recherches sur les Algues inférieures, p. 113.

2) Dangeard, Op. cit., p. 113.

D. Geographische Verbreitung.

Obwohl wir Polytoma gleich den anderen Chlamydomonadinen und zahlreichen anderen niederen Algen für cosmopolitisch zu halten geneigt sind, welch' Ubiquisten nicht von klimatologischen und meteorologischen Einflüssen abhängig, an allen jenen Orten vorkommen, welche ihren Ernährungs- etc. Verhältnissen angepasst sind, so z. B. bei Polytoma Fäulnissstoffe darbieten, können wir trotzdem schon vom Standpunkte des Ueberblickes der bisher bekannt gewordenen Fundorte uns einer Aufzählung derselben nicht verschliessen.

Leeuwenhoek constatirte Polytoma bei Delft, Wrisberg bei Göttingen, Spallanzani bei Modena, Müller in Kopenhagen, Ehrenberg bei Berlin und Petersburg, Perty bei Bern, Poulsen in Dänemark; ferner wurde diese Form in neuerer Zeit von Dangeard aus Caën, von Krassilstschik aus Odessa, von Kent aus England, von Certes aus Frankreich und von mir aus Budapest und Sümpfen bei dem Plattensee registrirt.

Polytoma ist also, wie aus dieser Zusammenstellung der wichtigsten Fundorte ersichtlich, bereits aus fast ganz Europa bekannt, jedoch meines Wissens nach noch aus keinem anderen Welttheile enumerirt.

Chlamydoblepharis ist bisher nur aus Ungarn bei Budapest bekannt.

VIII. Systematik.

A. Die Stellung im System.

Es ist hier der Ort, um uns über die Stellung der hierher gehörigen Formen im Systeme eingehender zu äussern und diese Betrachtungen gestalten sich um so interessanter, als nicht nur der Platz dieser Gruppe zwischen den Algen, sondern auch die Pflanzennatur selbst in Frage gestellt war.

Um jedoch dieser Frage in genügender Weise näher treten zu können, müssen wir etwas weit ausholen und auch die älteren Systeme und deren Begründung in's Auge fassen.

Die allerältesten Autoren, die sich mit diesen Formen befassten, waren noch immer in Zweifel, ob sie bei ihren Beobachtungen es nicht etwa mit losgelösten Fleischstückchen zu thun hätten; abgesehen von dieser Frage, wiesen sie Polytoma unbedenklich dem Thierreiche zu; auch Ehrenberg zählte sie zu seinen „Polygastrica", welche bekanntlich doch auch viele unzweifelhafte Algenformen, wie die Desmidiaceen oder Diatomaceen, umfassten; er erkannte jedoch schon mit scharfem Blicke jene innigen Bande, welche Polytoma mit den Chlamydomonaden verknüpfen, denn auf dies weisen seine Worte: „Wäre eine Hülle vorhanden, so würden sie (nämlich Polytoma) gleich Chlamidomonas zur Familie der Kugelthiere (= Volvocaceen) zu stellen sein"[1]). Da es ihm jedoch — wie schon früher erwähnt — noch nicht gelang, um die Individuen die Hülle nachzuweisen, so nahm er Polytoma in die Familie der „Monadinen", in welche er jedoch auch andere unzweifelhafte Chlamydomonaden, so Mikroglena (= Chlamydomonas monadina), Glenomorum (= Chlorogonium elongatum) oder Phacelomonas (= Polyblepharides), stellte.

Noch immer unter die Infusorien in Gesellschaft der übrigen Volvocaceen stellt Perty auch Polytoma, ebenso Schneider und Mereschkowsky.

Cohn war der Erste, der, die innere Verwandtschaft der uns hier näher interessirenden Algen mit Chlamydomonas richtig erfassend, derselben auch im Systeme Ausdruck verlieh, indem er Polytoma einfach als Chlamydomonas hyalina bezeichnete, worin ihm sowohl Nordstedt als auch Poulsen[2]) folgte.

Die neueren Autoren, mit einziger Ausnahme Dangeard's, stellen die uns interessirenden Formen sämmtlich zu den Infusorien, und erst der oben genannte französische Forscher setzte sich über das althergebrachte Vorurtheil hinweg, farblose Flagellatenformen, welche sonst in jeder Hinsicht mit niederen Algen übereinstimmen, bloss in Folge ihres Chlorophyllmangels in das Thierreich zu stellen und vereinigte Polytoma direct mit den Chlamydomonaden, sich ganz richtig hauptsächlich auf das pflanzliche Kriterium der saprophytischen Ernährung stützend.

---

1) Ehrenberg, Infusionsthierchen, p. 24.

2) Poulsen, Om mikrosk. Planteorganismen etc., p. 231—254.

Neuestens habe auch ich mich über die systematische Stellung von Polytoma geäussert, indem ich einerseits nachwies, warum diese Form nicht als farblose Varietät gleich den farblosen Formen von Chlorogonium, Trachelomonas oder Euglena, so hier von Chlamydomonas zu betrachten ist[1]), andererseits dagegen Polytoma bei Revision des Systemes von Bütschli von der Familie der Chlamydomonaden ausschloss[2]); an jener Stelle äusserte ich mich nicht näher über die Beweggründe meines Vorgehens, da ich erst noch eingehendere Untersuchungen und Betrachtungen über sämmtliche farblose Formen anstellen wollte, die zum Theile hiermit dargelegt worden sind.

Jene Kriterien, welche die älteren Autoren dazu bewogen, Polytoma von Chlamydomonas zu trennen, stützten sich auf den Mangel an Chlorophyll, und erst Krassilstschik bringt auch die Fortpflanzung als unterscheidendes Moment vor.

Meiner Meinung nach kann dem erst angeführten Umstand durchaus nicht systematische Bedeutung zugelegt werden, da die Farblosigkeit und die dadurch bedingte saprophyte Ernährung bei den zweifellos als Pflanzen anerkannten Pilzen ja keinerlei Anstoss erregt; wie viel weniger kann dies jedoch gelten, wenn wir die auch schon oben näher ausgeführte Annahme in's Auge fassen, dass auch hier, wenn auch auf uns bisher nicht bekannte Weise irgend eine Art von Assimilation vorliegt, welche als Thätigkeitsproduct Stärke hervorbringt, und wir brauchen in dieser Hinsicht nur auf die bei Besprechung der Amylumgebilde beschriebenen pyrenoïdartigen Gebilde hinzuweisen.

Nach dem Gesagten glaube ich in dem Mangel an Chlorophyll kein solches Merkmal erblicken zu können, welches uns zwingt, derartige Formen — besonders wenn sie auch sonst, wie eben in unserem Falle, mit chlorophyllhaltigen Formen in Allem übereinstimmen — von den Algen auszuschliessen; jedenfalls ist dies aber hinreichend, um nicht nur eine generische Trennung, sondern auch die Unterbringung jener Formen in eine neue Familie zu rechtfertigen.

---

1) R. Francé, Zur Systematik einiger Chlamydomonaden, p. 279.

2) — —, Die Verwandtschaftsverhältnisse der Chlamydomonaden. Pótfüzetek a term. tud. Közlönyhöz, XXIII. Heft, p. 88. Deutsches Referat s. Bot. Centralblatt, 1893.

Betrachten wir nach dem eben Gesagten das zweitangeführte Trennungsmerkmal, welches, durch den Unterschied der Fortpflanzung gestützt, Krassilstschik bewog, Polytoma aus der Familie der Chlamydomonaden auszuschliessen.

Der genannte Autor stellt, um diesen Unterschied besser hervortreten zu lassen, die Fortpflanzung der Chlamydomonaden in einem Schema zusammen, fasst jedoch den Begriff der Gruppe viel zu weit, indem er verschiedene von uns getrennte Familien, so Phacoteen, Polyblepharideen zusammenwirft.

Die beste Uebersichtlichkeit der Fortpflanzungsarten wird wohl eine vergleichende Zusammenstellung der diesbezüglichen Verhältnisse der einzelnen Familien ergeben, welche auch dann die eventuellen Abweichungen bei den Polytomeen deutlich hervortreten lassen werden.

Fam. Chlamydomonadae s. str.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch quer- oder kreuzweise Theilungen der ruhenden Zellen. Geschlechtliche Vermehrung entweder durch gleichgrosse, nackte Gameten oder Mikro- und Makrozoiden.

Fam. Phacotae.

Fortpflanzung durch ein bis zwei Theilungen der unbeweglichen Zellen und auf geschlechtlichem Wege durch Copulation von Mikro- und Makrozoiden.

Fam. Polyblepharidae.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch eine Längstheilung der unbeweglichen Mutterzelle. Geschlechtliche Vermehrung unbekannt.

Fam. Polytomae.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung im beweglichen Zustande durch 1—3 Längstheilungen. Geschlechtliche Vermehrung durch facultative Copulation der gleichgrossen Individuen aller Theilungen.

Wie aus dieser Zusammenstellung ersichtlich, weicht der Fortpflanzungsmodus der Polytomeen von der aller übrigen Chlamydomonadinenfamilien dadurch ab, dass die Theilungen in beweglichem Zustande stattfinden; speciell am nächsten steht sie der der eigentlichen Chlamydomonaden. Erwähnen möchte ich jedoch, dass auch bei diesen zuweilen die ungeschlechtlichen Theilungen in beweglichem Zustande stattfinden; so konnte ich z. B. Chlamydomonas tingens A. Br. in der Zweitheilung beobachten, wobei die noch in

der Mutterhülle vereinigten Individuen äusserst lebhaft schwärmten, ohne ihr specielles Geisselsystem entwickelt zu haben, so dass diese Erscheinung sehr an die Theilung von Polytoma erinnerte. Aus dem Gesagten geht zugleich hervor, dass auch die Fortpflanzung, wenn zwar nicht erheblich, so doch von den Chlamydomonaden abweicht, so dass wir genügend Berechtigung besitzen, um mit Berücksichtigung der oben angeführten Merkmale Polytoma von den letzterwähnten Formen abzutrennen und als Vertreter einer besonderen Familie zu betrachten, welche sich dann am nächsten an die Chlamydomonaden anschliessen wird; in Folge dieses wird dann in der Gruppe der Volvocaceen das System folgendermassen berichtigt werden müssen:

Ordn. Volvocaceae.

Ein- oder mehrzellig, grün oder chlorophyllfrei; Individuen mit 2—8 Geisseln, 2—3 Vacuolen, meist abstehender Hülle, ohne Pyrenoïde oder zahlreiche Pyrenoïde, Stigma und centralem Kerne.

Fortpflanzung durch ungeschlechtliche Längs- und Quertheilungen, zuweilen während des Palmellastadiums. Geschlechtliche Fortpflanzung entweder durch facultative Copulation neutraler Isogameten oder durch Mikro- und Makrozoiden oder Eibefruchtung. Das Geschlechtsproduct ist eine Zygote.

I. Subordo. Chlamydomonadinae.

Thallus einzellig, farblos oder chlorophyllhaltig.

1. Fam. Chlamydomonadae.

Schwärmende Individuen, farblos oder chlorophyllhaltig[1]), mit 2—4 Cilien und dünner Hülle. Fortpflanzung durch ungeschlechtliche Theilung und Gametencopulation.

Chlamydomonas, Sphaerella, Chlorogonium, Carteria, Corbierea.

2. Phacotae.

Individuen chlorophyllhaltig mit zwei Geisseln, einer dicken, festen Hülle, welche zuweilen klappenförmig ist. Fortpflanzung durch Theilung und Gametencopulation.

Phacotus, Coccomonas, Pteromonas, Kleiniella nov. gen.[2]).

1) Die bisher einzige farblose Form ist Chlamydomonas hyalina mihi. S. w. unten.

2) Beschreibung s. w. unten.

3. Fam. Polyblepharidae.

Individuen chlorophyllhaltig, mit 6—8 Geisseln. Fortpflanzung durch einfache Zweitheilung in der Längenachse. Geschlechtliche Vermehrung unbekannt.

Polyblepharides, Pyramimonas? Chloraster?

4. Fam. Polytomae.

Individuen farblos, mit einer Hülle oder einer dicken Schale und 1—4 Geisseln. Fortpflanzung durch 1—3 vegetative Theilungen und facultative Copulation.

Polytoma, Chlamydoblepharis nov. gen.

II. Subordo. Volvocinae.

Thallus mehrzellig, grün oder chlorophyllfrei.

5. Fam. Volvocae.

Colonien vier- bis vielzellig, chlorophyllhaltig, Fortpflanzung durch vegetative Theilungen und geschlechtlich durch Gametencopulation oder Eibefruchtung.

Gonium, Stephanosphaera, Spondylomorum, Pandorina, Eudorina, Volvox.

6. Fam. Sycaminae.

Colonien vielzellig, chlorophyllfrei, Fortpflanzung nur durch ungeschlechtliche Theilung bekannt.

Sycamina.

Polytoma kann demnach nicht als chlorophyllfreie Parallelform von Chlamydomonas betrachtet werden; die letztere Art besitzt aber eine andere, von ihr nur durch den Chlorophyllmangel unterschiedene Parallelform, welche ich in der Literatur nirgends beschrieben finde und vorläufig mit dem Namen Chlamydomonas hyalina bezeichnen werde. Diese zierliche Alge wurde in einem Chausseegraben im sog. „Wolfsthale“ bei Budapest in Gesellschaft von Oscillarien, Closterien, Euglenen etc. gefunden und gleicht, abgesehen von dem Mangel des Chlorophylls, ganz Chl. tingens A. Br., indem der Körper eiförmig vorne zugespitzt und mit zwei

langen Geisseln versehen ist. Die Form unterscheidet sich von Polytoma ausser der Körpergestalt noch durch die Birnform der zwei, unterhalb der Geisselinsertion gelegenen contractilen Vacuolen, das seitlich vor dem Kerne liegende, etwas halbmondförmige Stigma und den Mangel der charakteristischen Amylumbildung und der abstehenden Membran; nur vor und unterhalb des Kernes finden sich einige wenige Excretkörnchen; Amylumgebilde dagegen fehlen ganz. Sehr charakteristisch ist, dass auch hier das bei Polytoma in einem Falle beobachtete farblose Stroma der Chromatophoren sehr deutlich erkennbar ist.

Wir haben also jedenfalls in Chl. hyalina mihi eine Polytomeen und Chlamydomonaden verbindende Form zu erblicken, welche ebenso wie die von Klebs bekannt gemachten farblosen Formen von Trachelomonas, Chlorogonium etc. sich nur auf saprophytischem Wege ernährt.

Nicht unerwähnt darf ich ferner das Verhältniss lassen, welches zwischen Polytoma und einem ebenfalls farblosen Geisselinfusorium, dem bereits erwähnten Chilomonas paramecium, besteht

Ich glaube diese eigenthümliche, in die Familie der Cystomonaden gestellte Form eigentlich ebenfalls auf Polytoma zurückführen zu können, indem ich Chilomonas als eine durch spiralige Torsion umgeformte Polytoma betrachte, welche, ursprünglich bilateral, hierdurch asymmetrische Gestaltung annimmt. Durch diese Torsion wird dann die einseitige Lage der Vacuole erklärt; ein neu hinzugekommener Organisationsbestandtheil ist jedoch ein eigenthümliches schlundartiges Organ, dessen Function bisher noch ganz im Unklaren ist; das eine ist jedoch sicher, nämlich, dass Chilomonas keine Nahrung zu sich nimmt, sondern sich gleich Polytoma saprophyt ernährt.

Im Körper von Chilomonas finden sich zahlreiche, meist in Längsreihen geordnete Stärkekörnchen, welche nach meinen Beobachtungen sich auch hier zuweilen in einem Kreise legen, wie dies von den pyrenoïdartigen Gebilden der Polytomeen weiter oben beschrieben wurde.

Noch auffälliger wird die morphologische Uebereinstimmung beider Gattungen, wenn wir die von S. Kent beschriebenen Arten Ch. cylindrica[1]) und Ch. amygdalum[2]) in's Auge fassen. Der

1) S. Kent, Manual etc., p. 426, Tab. 24, Fig. 50.
2) — —, Op. cit., Bd. I, p. 426, Tab. 24, Fig. 49.

bei Chilomonas paramecium noch stark abgeflachte, plattgedrückte Körper wird hier schon rundlich, nahe Polytoma-förmig, die ovale, tiefe Ausbuchtung vorne ist kleiner und der Schlund, besonders bei Ch. amygdalum, weniger entwickelt. Die Spiraldrehung des Körpers ist nicht mehr so prägnant und dadurch fallen bei Ch. cylindrica die Geisselinsertion und der Zellkern so ziemlich in die Längsachse. Was den Umstand betrifft, dass Chilomonas nur eine einzige contractile Vacuole besitzt, so möchte ich dies eben auch als Torsionserscheinung auffassen, indem durch die Drehung des Körpers die originell vorhandene zweite Vacuole nicht zur Ausbildung gelangen konnte; und ich könnte mich diesbezüglich auf die analoge Erscheinung bei den Eugleneen berufen, bei denen die zweite Vacuole ebenfalls zu Grunde gegangen ist, denn das Reservoir dieses Vacuolenapparates ist entschieden erst als spätere Neubildung aufzufassen.

Nun habe ich diesen Betrachtungen noch hinzuzufügen, dass nach meinen Beobachtungen an Chilomonas zahlreiche variirende Formen dieser Gattungen existiren, die sich sehr häufig den Polytoma spicata-Formen in auffallender Weise nähern, so zwar, dass ich einige Zeit dieselben thatsächlich für eine Polytoma hielt und erst später mit dem Auffinden der Verbindungsglieder zwischen diesen und den typischen Chilomonaden ihre wahre Natur richtig erkannte. Bei Chilomonas finden sich nämlich neben den typischen Exemplaren solche, deren hinteres Körperende spitzer ausgezogen und bei denen die Spiraltorsion des Körpers kaum bemerkbar ist. Diese Formen leiten wieder zu solchen mit kaum bemerklichem Schlunde, ja ich konnte auch Chilomonaden mit zwei Vacuolen constatiren.

Wenn wir nun die Fortpflanzung in's Auge fassen, so müssen wir doch eine erhebliche Abweichung in dieser Beziehung von Polytoma constatiren, indem dieselbe durch einfache Längstheilung stattfindet. Sehr an Polytoma erinnernd sind jedoch jene bisher unbeschriebenen Ruhezustände, welche ich in meinen Chilomonas-Colonien constatiren konnte. Dieselben sind rundlich, mit mitteldicker, glatter Membran und zahlreichen Amylumkörnchen. Ausser [illegible] ntral liegenden und durch das Amylum meist verdeckten [illegible] konnte ich in diesen Dauercysten zuweilen auch ziegel- [illegible] ssere oder kleinere Oeltropfen bemerken.

Fassen wir die hier näher ausgeführten Thatsachen kurz zusammen, so ergiebt sich bei Berücksichtigung der unleugbaren innigen Verwandtschaftsverhältnisse zu den olivengrünen bis diatominbraunen Cryptomonaden, dass Chilomonas wohl zahlreiche morphologische Aehnlichkeiten zu Polytoma aufweist, dieser Gattung jedoch nicht so nahe steht, um aus der morphologischen Uebereinstimmung Schlüsse bezüglich einer mehr oder weniger innigen Verwandtschaft ziehen zu können; ich glaube demnach die Coincidenz mancher Formen der beiden Genera nur durch die gleichen Lebensverhältnisse erklären zu können, welche den Individuen ein gleichartiges Gepräge verleihen.

Wie dem auch sei, jedenfalls haben wir in dieser merkwürdigen Uebereinstimmung, ja wahren Parallelformbildung zweier sonst in systematischer Hinsicht weit von einander stehenden Gattungen, eine hochinteressante Erscheinung zu erblicken, welche bezüglich ihres Causalnexuses eingehendes Studium verdient.

B. Die systematische Eintheilung innerhalb der Familie.

Ueber die Eintheilung der Formen innerhalb der Familie der Polytomeen können wir der wenigen bisher bekannten Arten wegen uns kurz auslassen.

Von Polytoma sind bisher im Ganzen fünf Arten und zwei Varietäten beschrieben worden, und zwar sind dies:

Polytoma uvella Ehrb. forma typica,
" " var. unifilis Perty,
" " var. rostrata (seu hysginoides) Perty,
" " ocellata Perty,
" " virens Perty,
" " spicata Krassilst.,
" " multifilis (Klebs).

Von diesen ist P. uvella die Grundform; einige der angeführten Arten schienen eine Zeit hindurch jedoch nicht recht begründet zu sein, um eine specifische Trennung rechtfertigen zu können.

Dies gilt vor Allem für P. ocellata Perty[1]), welches sich von P. uvella durch einen unterhalb der Geisselinsertion, in der

1) Perty, Kleinste Lebensformen, p. 176, Tab. XII, Fig. 4.

Richtung der Längsachse befindlichen Augenfleck auszeichnet (Taf. XVI, Fig. 3) und ausserdem sich durch mehr cylindrische Körperform charakterisirt ist.

Diese Art, von der Perty nur Vertheilungszustände constatiren konnte, scheint mir mit den stigmaführenden Formen der P. uvella (Taf. XV, Fig. 1, 2, 5, 15, 16) nicht übereinzustimmen, denn — abgesehen von der abweichenden Körpergestalt — hat das Stigma eine präcise Dislocation zwischen den contractilen Vacuolen (Taf. XVI, Fig. 2), während es bei P. uvella, wie aus unseren Zeichnungen ersichtlich, zumeist im Vorderende, zuweilen in der Nähe des Kernes oder auch unterhalb desselben, nie jedoch zwischen den Vacuolen liegt; ich glaube daher in P. ocellata Perty eine thatsächlich abweichende Form erblicken zu können, welche am besten durch den von Perty gegebenen Namen charakterisirt wird.

Bedenken schwerer Art habe ich dagegen bezüglich der zweiten Art des schweizer Forschers, nämlich Polytoma virens Perty, welche er selbst als fraglich bezeichnet.

P. virens ist eine grünlich bis grün gefärbte Form, wie deren auch schon Schneider erwähnt; jedenfalls beruhen diese Angaben auf Verwechselung mit schwärmenden Individuen von Chlamydomonas tingens A. Br., welche Art an den Localitäten, wo Polytoma auftritt, sich zuweilen dieser Form zugesellt. P. virens ist demnach als Artbegriff fallen zu lassen.

Dagegen können wir die meist vereinzelt, zuweilen jedoch auch massenhaft auftretende braune Varietät mit vollem Rechte von Polytoma uvella, als der typischen Form, abtrennen und für diese Art, wegen ihres meist schnabelartig vorgezogenen Vorderendes, den Namen Perty's acceptiren, indem wir sie als var. rostrata bezeichnen (Taf. XV, Fig. 7).

Dasselbe gilt auch für die bereits erwähnten eingeisseligen Formen, welche Perty als var. unifilis bezeichnete (Taf. XVI, Fig. 4).

Es erübrigen mir noch einige Worte über die Artberechtigung der von Krassilstschik aufgestellten Polytoma spicata Krass., welche mir eine Zeit lang zweifelhaft erschien. Leider war mir die russische Abhandlung dieses Autors nicht zugänglich, so dass ich mich bezüglich seiner Angaben nur auf den deutschen vorläufigen Bericht stützen kann. In diesem wird eine neue Art, Namens

P. spicata[1]) beschrieben, welche mit Polytoma uvella Ehrb. zusammen vorkommt und sich von dieser durch schlankere Leibesform und hintere Zuspitzung unterscheidet, sich jedoch in allem Uebrigen gleich der letztangeführten Form verhält.

Auch ich konnte diese eigenthümliche Art beobachten, konnte jedoch lange Zeit keine typisch zugespitzten Formen finden, weshalb mir auch diese Art fraglich blieb, und erst als ich in einer faulenden Algenkultur den auf unserer Taf. XV, Fig. 11, 14, 17 abgebildeten Formen begegnete, schwanden meine letzten Zweifel über die Artberechtigung, da der zuweilen fast stachelförmig vom Körper abgesetzte hintere Körpertheil dieselbe thatsächlish fest begründet. Ebenfalls zu der Familie der Polytomeen gehörig, betrachte ich ferner jene von Klebs[2]) beschriebene farblose Varietät seiner Chlamydomonas (= Carteria multifilis), welche durch vier Geisseln charakterisirt, sonst in Allem mit dem Typus der Polytomeen übereinstimmt; ich werde diese Form als Polytoma multifilis (Klebs) bezeichnen.

Innerhalb der neuen Gattung Chlamydoblepharis haben wir eine einzige Art, Chl. brunnea, mit drei Varietäten zu unterscheiden, und zwar da neben der typischen Form auch solche Individuen vorkommen, bei deren Schale die halsartige Fortsetzung nach innen zu ragt, und so ähnlich wie bei Trachelomonas lagenella gleichsam ein Schlundrohr der Schale darzustellen scheint, noch eine var. lagenella; die zweite Varietät repräsentiren Individuen mit langgestreckten Gehäusen, die wir als var. cylindrica bezeichnen werden; jenen Formen, deren Schale die oben beschriebene auffallende Durchlöcherung aufweist, werde ich den Namen var. perforata geben.

C. Beschreibung der Formen.

a) Polytoma uvella Ehrb.

Syn. ? Leeuwenhoek, Epistolae phys., 1719.
? Wrisberg, De animalc. infus. satur., p. 24, Taf. I, 4, 1764.

1) Krassilstschik, Op. cit., p. 427.
2) G. Klebs, Organisation einiger Flagellatengruppen, p. 341.

Syn. ?	Baker, H. Cl., Mikroskop. Gebrauch, 1753, p. 72.
" ?	Spallanzani, Opuscules physiq., p. 209, Taf. 2, Fig. 15, B. I. D., 1776.
Monas uva. ex parte.	Müller, O. Fr., Animalc. infus., Taf. I, Fig. 12—13, 1786.
Uvella chamaemorus.	Bory de St. Vincent, 1824, Encycl. méthod., p. 766.
Monas polytoma.	Ehrenberg, Chr. G., Abhandl. d. Ak. d. Wiss. z. Berlin, 1830 (1832), p. 84.
Polytoma uvella.	— —, Ibidem, 1831, p. 62.
" "	— —, Infusionsthierchen, 1838, p. 24-25, Tab. I, Fig. XXXII.
" "	Riess, Beitrag z. Fauna d. Infusorien, p. 26.
" "	Dujardin, F., Infusoires. Zoophytes, p. 302.
" "	Schmarda, Th., Kleine Beiträge z. Naturgesch. d. Infusorien.
" "	Weisse, Bullet. Physic.-Mathem. de scienc. de St. Pétersbourg, VI, p. 355.
" "	Eichwald, Bullet. des Natur. de Moscou, XVII, p. 487.
" "	Diesing, Systema Helminthum, 1850, p. 40.
Chlamydomonas hyalina.	Cohn, Frd., Ueber d. Entwickelungsgesch. mikr. Algen u. Pilze. Acta Nov. Acad. Carol., 1854, p. 134—139, Tab. XVI, Fig. 1—9.
Polytoma uvella.	Schneider, A., Müller's Arch. f. Anat. etc., 1854, p. 191, Tab. IX, Fig. 1—16.
Chlamydomonas hyalina.	Fresenius, Abhandl. d. Senckenberg. naturforsch. Gesellsch., 1858, p. 236, Tab. X, Fig. 36—38.
Chlamydopolytoma typicum.	Diesing, Revision d. Prothelminthen. Sitzber. d. math.-nat. Klasse d. Akad. z. Wien, 1866.
Acorn-monad.	Dallinger und Drysdale, Monthly micr. journ., December 1874.

Polytoma uvella.	Mereschkowsky, Arch. f. mikr. Anat., 1879, p. 182, Tab. X, Fig. 18—25.
" "	Stein, Fr., Flagellaten, Tab. XIV, Abth. V, Fig. 1—28.
Chlamydomonas uva Pouls.	Poulsen, V., Videnskab. Meddel. fra Naturh.-Foren, 1879—80, p. 231—54.
Polytoma uvella.	Kent, S., Manual of the Infusoria, 1880, p. 301.
Chlamydomonas hyalina.	Klebs, Organisation einiger Flagellatengruppen, p. 302.
Polytoma uvella.	Krassilstschik, P., Zool. Anzeiger, 1882, p. 426.
" "	Bütschli, O., Mastigophora, p. 835, Tab. XLIII, Fig. 4.
" "	Dangeard, P. A., Ann. de sc. nat., 1888, VII Sér., p. 112, Tab. 11, Fig. 1—4.
" "	Francé, R., Természetr. füzetek, Bd. XV, p. 2 (Sep.-Abd.).
" "	— —, Zeitschr. f. wiss. Zool., 1892, p. 149, Tab. VIII, Fig. 13.

Körper eiförmig, vorne zugespitzt, mit nur wenig abstehender Hülle; mit zwei langen Geisseln, zwei Vacuolen und meist centralem, bläschenförmigem Kerne. Meist zahlreiche rundliche bis längliche Amylumkörperchen; zuweilen ein peripheres, dunkelrothes Stigma.

Fortpflanzung durch Längstheilung und Copulation; Dauerzustand bekannt.

Hab. In Strassenlachen bei Budapest, Vörösvár (Dép. Pest), Sümpfen des Plattensees (Dép. Zala) etc. und Infusionen.

Um Wiederholungen zu vermeiden, verweise ich bezüglich der Organisationsbestandtheile auf das im allgemeinen Theile Gesagte und will hier nur solche Beobachtungen vorbringen, die in der Natur der Sache nicht in einem allgemeinen Ueberblicke Raum finden können.

Die Grössenangaben der gemessenen Individuen waren folgende:

Ausgewachsene normale Exemplare zeigten

15, 15, 18, 15, 15, 14, 15, 16, 12, 12, 15, 13, 12, 12 μ Länge,
und $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, 9, $7\frac{1}{2}$, 6, 5, 5, 6, 4, 4, 6, $4\frac{1}{2}$, 3, $4\frac{1}{2}$ μ Breite.

Kleine, junge Individuen dagegen maassen

in der Länge 9, 9, 9, 10, $10\frac{1}{2}$, $10\frac{1}{2}$, 9, 9 μ und
in der Breite 7, 6, $4\frac{1}{2}$, 5, 6, 6, 6, 5 μ.

Aus diesen Messungen ist zugleich ersichtlich, dass Länge und Breite nicht immer in demselben Verhältnisse zu einander stehen, so dass auch kleinere Schwärmer relativ ansehnlichere Dicke zeigen können als bedeutend grössere Individuen.

Bezüglich der Cysten sind meine Grössenangaben folgende:

Durchmesser der Cysten 12, 9, $13\frac{1}{2}$, 6, 9, 9, 18, 9, 6 μ,
Durchmesser des Kernes 6, $2\frac{1}{2}$, 3, 2, 2, 3, 7, 3, 2 μ.

Diese Variabilität der Grösse weist uns darauf hin, dass sich eben Individuen jeder Altersstufe und Grösse encystiren können.

Unter den zahllosen normal ausgebildeten Individuen fanden sich auch einige verkümmerte, deren Körpergestalt besonders an Chilomonas amygdalina erinnerte, indem der Körper auch dieser eigenthümlichen Formen (Taf. XV, Fig. 8) cylindrisch und leicht gekrümmt ist, mit dem Unterschiede, dass das Vorderende spitz ausgezogen ist. Diese Individuen enthielten nur wenige auffallend grosse Amylumkörperchen, in einem Falle dagegen einen grossen, kugeligen, mattglänzenden Körper.

Bei ungünstigen Lebensverhältnissen ändert sich die Gestalt der Individuen, indem sich der Körper von der Membran stellenweise zurückzieht. Im einfachsten derartigen Falle zieht sich das Geisselende spitzig aus (Taf. XV, Fig. 9); diese Formen sind jedoch nicht mit der ausserdem bedeutend grösseren braunen var. rostrata (Taf. XV, Fig. 7) zu verwechseln. Im weiteren Verlaufe der Desorganisation spitzt sich der Körper auch an seinem unteren Ende zu, während das Innere häufig dunkel contourirt wird (Taf. XV, Fig. 16). Manchmal zieht sich endlich auch der Körper kugelig zusammen, so dass nur ein dünner verbindender Strang zwischen diesem und der Geisselinsertion bleibt (Taf. XV, Fig. 4), welcher sich von dem Körper immer mehr abschnürt, bis er endlich zerreisst und als jene kleine Plasmamasse unterhalb der Geisselinsertion zurückbleibt, welche ich gelegentlich der Fortpflanzungsverhältnisse beschrieben habe.

Membran und Körper scheinen übrigens nicht in demselben gleichen Maassstabe zu wachsen, wodurch dann solche Formen zu Stande kommen, wie auf unserer Taf. XV, Fig. 2 dargestellt sind, und bei denen der Körper ganz in dem Vorderende der Hülle sitzt, wie mir Aehnliches von verwandten Formen, so z. B. Phacotus lenticularis und Coccomonas orbicularis bekannt ist.

Jedenfalls müssen wir, wie auch bei einiger Ueberlegung aus dem Gesagten hervorgeht, dem Polytomeenkörper eine gewisse Contractilität zuschreiben und Dangeard[1]) darin widersprechen, dass der Körper dieser niederen Algen völlig starr sei.



Nicht unerwähnt darf ich die eigenthümliche Erscheinung lassen, welche mir bei Beobachtung zahlreicher Polytomeen immer mehr die Ueberzeugung aufdrängte, dass innerhalb der Gattung Polytoma so ziemlich alle Formen von Chlamydomonas auftreten, gleichsam eine farblose Parallelreihe derselben bildend.

Und zwar entspricht der Typus von Polytoma uvella Ehrb. ganz den Formen von Chlamydomonas tingens A. Br. (s. die Textabbildungen 1, 5); hier wie dort finden wir die eiförmige, vorn zugespitzte Körperform; dem Typus von Chlamydomonas, näm-

1) Dangeard, Recherches etc., p. 144.

lich Chl. pulvisculus (Ehrb.) Müll., entsprechen manche alte Formen — natürlich abgesehen von dem Chlorophyllmangel und den dadurch bedingten Organisationsveränderungen — von Polytoma uvella fast vollständig durch ihre robuste, schwerfällig kugelige Gestalt (vergl. Abb. 2 u. 6).

Merkwürdiger Weise hat auch die schöne Chl. obtusa A. Br. ihre Parallelform, welche sich zwar ziemlich selten findet (vergl. Abb. 3 u. 7); sehr charakteristisch für beide Formen ist die kleine, klappenförmige Hervorragung an der Geisselbasis, deren Bedeutung ich weiter oben bereits zu erklären suchte; endlich hat auch die kleinste Form von Chlamydomonas, die saline Chl. halophila Francé, eine ganz übereinstimmende Polytoma-Form, welche sowohl in der Kleinheit, als auch in der extremen Zuspitzung des proximalen Körperendes der grünen Form in nichts nachgiebt (Abb. 4, 8).

Die Ursache der Erscheinung dieser merkwürdigen Parallelreihen kann ich mir nur so einigermassen klarmachen, indem ich die Körperform als von den Lebensverhältnissen abhängend auffasse, da es dann schon a priori wahrscheinlich erscheint, dass unter gleichen Vegetationsumständen die Formen auch übereinstimmende Körpergestalt zeigen; inwiefern jedoch die Lebensverhältnisse bei den einzelnen Formen modificirend einwirken, diesbezüglich fehlt uns bisher jeder, auch der geringste Anhaltspunkt.

Sehr interessant ist ferner die Thatsache, dass manche Formen von Polytoma nur mit einer Geissel ausgerüstet sind, welche dann Perty[1]) als

Polytoma uvella var. unifilis Perty

bezeichnete, und welche er geneigt ist, mit Ehrenberg's Trachelius globulifer E.? und Monas punctum Ehrb. zu vereinigen; ich kann mich in letzterer Hinsicht unbedingt dem oben genannten schweizer Autor anschliessen, indem Monas punctum Ehrb. aller Wahrscheinlichkeit nach mit der eingeisseligen Polytoma-Varietät identisch ist; hierauf weisen sowohl die eiförmige Gestalt, als auch die Ausbildung zahlreicher, in Schichten gelagerter Körperchen[2]). Dagegen können wir Trachelius globulifer E. unmöglich als Polytoma acceptiren, schon in Folge der dicken

1) Perty, Kleinste Lebensformen, p. 175.

2) Vergl. Ehrenberg, Infusionsthierchen, p. 14, Tab. I, Fig. XVII.

Hülle und der total kugeligen Gestalt[1]); vielleicht könnte diese Form als eine farblose oder nur schwach gefärbte Trachelomonas oder einer halbstarren Peranema entsprechend, keinesfalls jedoch als Polytoma bezeichnet werden.

Ich kenne diese Form aus faulenden Infusionen sehr wohl und kann Perty's Angabe vollständig bestätigen, indem hier thatsächlich eine nur eingeisselige Form vorliegt (Taf. XVI, Fig. 4), deren einzige Cilie, welche merkwürdiger Weise spitz endet, von dem Mittelpunkte des proximalen Körperendes entspringt[2]); Perty erwähnt ferner jedoch, „bei einigen grösseren Formen tritt der Faden aus einer kleinen Spalte hervor"; ich konnte etwas Derartiges nie bemerken.

Die Organisationsbestandtheile sind sonst ganz dieselben wie bei dem Typus; auch hier finden sich die eine halbkugelige Schicht bildenden zahlreichen Amylumkörnchen, der centrale Kern, die Vacuolen und auch zuweilen ein dunkelrothes Stigma; zumeist ist auch eine vom Körper deutlich abstehende, manchmal „perlschnurförmige" Hülle zu beobachten (Taf. XVI, Fig. 4).

In der Fortpflanzung bietet diese Varietät nichts Bemerkenswerthes dar.

Eine andere, gleichfalls von Perty aufgestellte und acceptirte Varietät nennt dieser Forscher

Polytoma uvella var. rostrata Perty
(Taf. XV, Fig. 7)

und hebt als besonderes Merkmal derselben die gelbliche Farbe, die deutliche Hülle (seine „Cyste") und das geschnabelte Vorderende hervor; ich kann als für diese Form charakteristisch hauptsächlich die bräunlich gelbliche Farbe, das schnabelförmig ausgezogene Vorderende und die bedeutendere Grösse hervorheben, Eigenthümlichkeiten, welche auf den ersten Blick auch eine specifische Trennung rechtfertigen zu scheinen; bei genauerer Prüfung jedoch ergiebt sich, dass die schnabelförmige Ausziehung des Vorderendes schon deshalb keinen Artencharakter abgeben kann, da, wie bereits erwähnt, das Körperplasma von Polytoma einen gewissen Grad von Metabolie resp. Contractilität aufweist; die Grösse und bräunliche Färbung dagegen hängt höchst wahrscheinlich, das erstangeführte Merkmal

1) Ehrenberg, Op. cit., p. 323, Tab. XXXII, Fig. XII.
2) Perty, Op. cit., p. 132, Tab. XII, Fig. 3c.

sogar sicher, von den mehr oder weniger günstigen Lebensverhältnissen ab.

Die Grösse dieser Varietät ist meist sehr bedeutend und beträgt 18—20 μ, jedoch kommen auch kleine Formen vor; die Gestalt ist jedoch immer zugespitzt eiförmig, während der Körper am Vorderende stark schnabelförmig ausgezogen ist (Taf. XV, Fig. 7).

Unmittelbar unterhalb der schnabelartigen Verlängerung des proximalen Körpertheiles liegen zwei kugelige Vacuolen, welche sich in Zeiträumen von 32—60 Secunden abwechselnd contrahiren; in der Mitte liegt der mit grossem Nucleolus versehene Zellkern.

Auffallend ist, dass wir eine schichtenartige Ausbildung des Amylums wie bei den anderen Formen hier nicht constatiren können (vergl. Taf. XV, Fig. 7); im Körper finden sich selten nur wenige und dann kugelige Stärkekörnchen unregelmässig zerstreut; neben diesen ist der hauptcharakteristischeste Körperbestandtheil dieser Form jene zahlreichen kleineren oder grösseren, lichtockergelben bis dunkelrostbraunen Körnchen, welche sich zwar im ganzen Körper, jedoch in grösster Menge um den Zellkern herum ansammeln; ausserdem fällt jedoch meist auch noch eine gewisse leicht ockerfarbige, diffuse Färbung des Körpers auf, welche wohl von minimalen Farbstoffkörnchen herrühren mag.

Ob wir nun diese eigenthümliche Färbung vielleicht auch auf das Amylum zurückführen können, ist mir fraglich; möglich wäre es jedoch immerhin, besonders wenn wir die bereits erwähnten Angaben Schneider's in Betracht ziehen, nach welchen die Stärkekörnchen zuweilen in einen blauen Farbstoff übergehen, wie ich dies auch bestätigte und nun noch Dangeard's Angaben in's Auge fassen, da dieser Forscher behauptet, dass sich das Amylum unter gewissen — übrigens nicht näher bekannt gemachten — Umständen durch Jodzusatz nicht blau, sondern röthlich braun färbt, wodurch dann in uns die Vermuthung rege werden könnte, dass die Stärke sich vielleicht auch im Leben in eine braune Materie umwandeln könnte. Doch sind all' diese Hypothesen nicht recht wahrscheinlich; mehr plausibel erscheint mir die Annahme, in diesen braunen Körperchen überflüssige und daher ausgeschiedene Stoffwechselproducte zu sehen, wonach also die var. rostrata ältere, schon langsam zu Grunde gehende Formen darstellen würde, und zu Gunsten dieser Ansicht sprächen auch dann die bedeutenden Körperdimensionen der Schwärmzellen.

Wie dem auch sei, jedenfalls ist P. uvella var. rostrata noch fortpflanzungsfähig und eine durch oben angeführte Merkmale höchst charakteristische Form, deren Eigenthümlichkeiten die Abtrennung vom Typus zur Genüge rechtfertigen.

b) Polytoma ocellata Perty.

(Taf. XVI, Fig. 2.)

Polytoma ocellata. Perty, Kleinste Lebensformen, p. 133.
Polytoma uvella. p. parte. Stein, Organismus, Tab. XVI.

Körper eiförmig, etwas lang gestreckt, mit allen Merkmalen von *P. uvella,* mit drei Vacuolen und constantem, zwischen den Vacuolen liegendem Augenflecke.

Hab. Vörösvárer Wiesenthal; zwischen faulenden Algen in geringer Anzahl.

Diese schöne und sehr merkwürdige Art wurde allem Anscheine nach schon von Stein beobachtet; wenigstens lassen sich seine Fig. 10, 11 nur auf diese Art beziehen; auch Perty, der ihr den Artennamen gab, zeichnet die charakteristische Lage des charakteristischen Augenfleckes richtig.

Der Körper wird bis 24 μ lang und bis 12 μ breit und weicht auch schon in seiner Körperform ein wenig von der nächst verwandten P. uvella ab, indem er etwas länger gestreckt ist als bei der erstgenannten Form. Das Hauptinteresse beansprucht jedoch der eigenthümliche Augenfleck, welcher von so merkwürdiger Ausbildung ist, wie sonst bei keiner der bisher bekannten Flagellaten.

Und zwar repräsentirt sich der Augenfleck in Form eines keilförmigen, rothen, kleinen Säckchens, welches zwischen den einander naheliegenden, etwas länglichen Vacuolen eingezwängt ist (Taf. XVI, Fig. 2).

Die Grösse des Stigmas ist immer in gleichem Verhältnisse mit der der contractilen Vacuolen; ausserordentlich merkwürdig dagegen wird es durch jenes eigenartige kleine, kugelige Gebilde, welches sich genau oberhalb des Augenfleckes ganz in Gestalt einer kleinen, nicht contractilen Vacuole zeigt.

Nicht verhehlen kann ich jedoch, dass ich mir bezüglich der Vacuolennatur dieses Gebildes absolute Gewissheit nicht verschaffen

konnte, da die Individuen dieser prächtigen Art nur in sehr spärlicher Anzahl einmal zur Beobachtung kamen.

In allen übrigen Beziehungen stimmt P. ocellata ganz mit dem Typus der P. uvella Ehrb. überein.

c) Polytoma spicata Krass.

(Taf. XV, Fig. 11, 14, 17.)

Syn. *Polytoma spicata.* Krassilstschik, Zool. Anz., 1883.
" " " Bütschli, Mastigophoren, p. 755.

Körper länglich-eiförmig, hinten zugespitzt, zuweilen in einen förmlichen Stachel ausgezogen, mit meist glatt anliegender Hülle, zwei langen Geisseln, zwei Vacuolen und meist proximal liegendem, bläschenförmigem Kerne. Meist rundliche bis stäbchenförmige Amylumkörper; zuweilen ein dunkelrothes Stigma.

Fortpflanzung wie bei *P. uvella Ehrb.*

Hab. In Torflachen bei Vörösvár (Dép. Pest).

Diese Art wurde 1883 von Krassilstschik für alle jene Polytoma-Formen aufgestellt, welche durch hinten zugespitzte, etwas breitere Körperform charakterisirt sind.

Krassilstschik giebt folgende Maasse an[1]):

Länge der jungen	Individuen	11—13 μ,
" " erwachsenen	"	19—23 μ,
Breite der jungen	"	5—17 μ,
" " erwachsenen	"	11—13 μ.

Ich fand bezüglich der Grösse fast ganz dieselben Angaben, nämlich 11—24 μ, der Breite 6½—14 μ; bei diesen Maassangaben ist der zuweilen sehr ansehnliche, bis 4½ μ erreichende Stachel eingerechnet.

Bezüglich der Organisation weicht P. spicata von der Grundform fast in gar nichts ab; die Geisseln stehen meist in weitem Bogen vom Körper ab (Taf. XV, Fig. 11), unterhalb derselben befinden sich zwei kugelige, kleine Vacuolen; zuweilen jedoch, und dies ist vielleicht als Degenerationsproduct zu betrachten, dilatiren sie bedeutend.

---

1) Krassilstschik, Op. cit., p. 426.

Der Kern liegt zumeist central, manchmal jedoch rückt er in das vordere Körperende; der Nucleolus ist zuweilen so gross, dass er fast den ganzen Kern ausfüllt, den dann nur eine schmale, hyaline Kernsaftzone umgiebt.

Das Amylum bildet sich in Form rundlicher, kleinerer oder grösserer Körner aus, welche meist im Körper zerstreut liegen und sich nur selten in Zonen anordnen.

Nicht selten finden wir auch stabartige Stärkekörperchen (Taf. XV, Fig. 11, 14), welche sich zuweilen eigenthümlich im Kreise gruppiren (Taf. XV, Fig. 14); ich fand bei kleinen, gedrungenen Formen um den Kern herum einige (fast immer fünf!) langgestreckte Stäbchen; ähnlich wie dies Blochmann[1]) an den Pyrenoïden von Sphaerella (= Haematococcus) Bütschlii (Blochm.) beschreibt. Weiteres über diese eigenthümlichen Gebilde und ihre muthmassliche Aufgabe habe ich bereits im allgemeinen Theile dieser Schrift berichtet.

In der Fortpflanzung unterscheidet sich P. spicata von uvella in gar nichts.

Diese Form fand ich bisher nur in den torfigen Lachen des Vörösvárer Wiesenthales (Dép. Pest), jedoch da in grossen Schwärmen.

d) Polytoma striata nov. spec.

(Taf. XVI, Fig. 1.)

Körper oval mit kaum bemerkbarer proximaler Zuspitzung und längsgestreifter Membran, kleinem Kerne und unregelmässig zerstreuten Stärkekörnchen. Ein Augenfleck fehlt.

Fortpflanzung wie bei *P. uvella.*

Hab. Sümpfe bei Lepsény (Dép. Veszprém).

Diese eigenthümliche Form weicht durch ein sehr in die Augen springendes Merkmal von allen übrigen bekannten Arten ab, so dass es vollauf berechtigt ist, dieselbe als eine neue Art von der Grundform P. uvella Ehrb. abzutrennen.

---

1) F. Blochmann, Ueber eine neue Haematococcusart, Heidelberg 1886, p. 5, Taf. I, Fig. 3 str.

Der Körper ist bis 24 μ lang und bis 13 μ breit; erreicht also bedeutendere Dimensionen als der der übrigen bisher bekannten Formen.

Die Gestalt ist breit-eiförmig, vorne kaum zugespitzt; von dem vorderen Ende entspringen von einem kleinen Absatze zwei mässig lange, kaum die Körperlänge erreichende, bis an ihr Ende gleichdicke Geisseln.

Die übrige Organisation stimmt mit dem Polytoma-Typus überein; zwei grosse, kugelige Vacuolen repräsentiren das Vacuolensystem, während der Nucleus zuweilen auffallend klein ist. Das Körperinnere erfüllen sonst noch ausser einigen stark glänzenden Excretkörnchen noch zahlreiche grosse, kugelige oder ovale, unregelmässig vertheilte Stärkekörnchen.

Das auffallendste Merkmal dieser Art ist die Membran, welche zahlreiche Längsfalten tragend, den Individuen ein eigenthümliches Gepräge verleiht.

Diese merkwürdigen Streifen zeigen sich in Form von zwölf Längslinien, welche bereits in der Gegend der contractilen Vacuolen deutlich hervortreten und bis an das Ende des Körpers leicht zu verfolgen sind. Eine gleiche Streifung der Membran beschrieb bereits Klebs[1]) von Polytoma multifilis (Klebs) und Aehnliches beobachtete ich an einer Chlamydomonas-Form, welche ich vorläufig als Chl. pulvisculus var. striatus nov. var. bezeichnen werde, und zwar an Individuen von dem nämlichen Fundorte wie P. spicata Krass. Dieselben waren in lebhafter Bewegung und mit zahlreichen schwarz erscheinenden Excretkörnchen erfüllt, die übrigen Organisationsbestandtheile sonst normal ausgebildet; auffallend waren sechs (im Ganzen daher 14) Längsstreifen der Zellhaut, welche von den contractilen Vacuolen an bis unterhalb des Pyrenoïdes deutlich erkennbar waren. Contractile Vacuolen waren immer paarig im Vorderende zu treffen, ebenso ein peripherisch gelegenes Stigma.

Gleiche Längsstreifung wie bei den in Rede stehenden Arten ist von einer Reihe von farblosen und grünen Flagellatenformen bekannt, so zwar von Rhabdomonas incurva Fres., Anisonema sulcatum (Stein), Chlamydomonas obtusa A. Br. und Tro-

1) Klebs, Organisation etc., p. 341.

pidocyphus octocostatus Stein; bei allen diesen Arten — mit Ausnahme von Chlamydomonas — ist jedoch diese scheinbare Längsstreifung nur der Ausdruck der Rippung des Körpers und keine Streifung der Zellmembran; bei Chlamydomonas obtusa A. Br. dagegen, wo Stein[1]) eine scheinbare Längsstreifung der Membran beschreibt, hängt diese mit der Ausbildung des Chlorophors zusammen, indem dieses in Gestalt zahlreicher paralleler Längsbänder auftritt, ähnlich wie dies Goroshankin[2]) von Chlamydomonas obtusa St. (= Chl. Steinii Gor.) oder neuestens Schmidle von dem Chromatophor von Chl. Kleinii[3]) zeichnet, und wie ich auf Grund eigener Untersuchungen an allen bisher bekannten Arten von Chlamydomonas, Carteria, Phacotus, Pteromonas bestätigen kann.

Bei Polytoma striata ist diese Streifung rein der Membran derselben eigenthümlich und vielleicht auf Faltenbildung derselben zurückzuführen.

Bezüglich der Fortpflanzungsverhältnisse konnte ich nichts Abweichendes von P. uvella constatiren.

Ich fand diese Art in einer faulenden Algenkultur aus einem Sumpfe bei Lepsény (Dép. Veszprém) nur in geringer Anzahl in Gesellschaft zahlloser Rhabdomonaden und Astasiopsis curvata Klebs.

Ungenau bekannte Formen:

e) Polytoma multifilis (Klebs).

Chlamydomonas multifilis. Klebs, G., Organisation etc. p. 341.

Wir können diese Form als noch nicht ganz fest begründet betrachten, da in den zwar unvollständig bekannten Fortpflanzungsverhältnissen das Merkmal der schwärmenden Theilungsgenerationen fehlt.

Diese von Klebs erwähnte Form lebt in faulenden Algenkulturen und wird hauptsächlich durch vier Geisseln charakterisirt; es ist dies

---

1) Stein, Op. cit., Tab. XVI, Fig.

2) Goroshankin, Beiträge zur Kenntniss d. Morphol. u. Syst. d. Chlamydomonaden, Bull. d. la soc. d. natur. de Moscou, 1891, p. 113, Tab. II, Fig. 1—3.

3) W. Schmidle, Chlamyd. Kleinii n. sp., Flora 1893, p. 17—18, Fig. 1, 7 etc.

also eine farblose Parallelform von Carteria multifilis. Da wir aber bei Carteria die Geisselanzahl als ein generisches Merkmal betrachten, so müsste in Consequenz dessen P. multifilis als eigene Gattung von Polytoma abgetrennt werden, doch wird es vor der Hand angezeigter sein, diese ungenügend bekannte Form noch im Verbande von Polytoma zu lassen, bis wir an der Hand neuerer ausführlicherer Untersuchungen eine eventuelle generische Trennung auch mit anderen Merkmalen rechtfertigen können.

Nach Klebs sind die Individuen dieser Form breit-eiförmig mit oft hinten weit abstehender Zellhaut, die häufig längsstreifig sein soll.

Interessant ist, dass nach Klebs an der Stelle des Chlorophors sich zahlreiche kugelige Amylumkörnchen fanden; ebenso die Constatirung farblosen Oeles, welches einen grossen Tropfen an der Stelle des Pyrenoïdes bildet.

Nach dieser Beschreibung taucht in uns unwillkürlich die Vermuthung auf, dass hier eine degenerirte Carteria vorliegt; doch unterdrückt der Umstand, dass auch die durch Theilung erfolgende Vermehrung beobachtet wurde, jeden Zweifel.

Nichtsdestoweniger dagegen scheint mir die Stellung unter den Polytomeen noch immer nicht ganz sicher, weshalb ich sie auch nur als zweifelhafte Form hierher brachte.

f) Chlamydoblepharis brunnea nov. gen. u. sp.

(Taf. XVII, Fig. 1—12; Taf. XVIII, Fig. 1—9.)

Der von einer starren, braunen, eiförmigen Chitinschale umgebene Körper ist ovoïd, meist vorne stark zugespitzt mit enganliegender Membran, zwei kurzen Geisseln, zwei contractilen Vacuolen und centralem, bläschenförmigem Kerne. Meist zahlreiche Amylumkörner und ein dunkelrothes Stigma.

Fortpflanzung durch Längstheilung. Dauerzustand bekannt.

Hab. In Regenfässern unter zahlreichen anderen Algen.

Das hauptcharakteristischeste Merkmal dieser eigenartigen zierlichen Art ist das massive starre Gehäuse, welches den Weichkörper

des Zellenleibes umgiebt und zugleich die generische Abtrennung von Polytoma fordert, obwohl sich manche einander näher stehende Uebergangsformen finden.

Die Schale besteht, wie im allgemeinen Theile nachgewiesen wurde, aus Chitin und zeigte eine Reihe interessanter Erscheinungen und Monstrositäten, so dass es sich verlohnt, dieselbe etwas näher zu betrachten.

Bei jungen Exemplaren ist die Hülle nur sehr schwach gelblich gefärbt und fast unmerkbar (Taf. XVIII, Fig. 1); wenn wir nun ausgewachsene Exemplare in Betracht ziehen, so müssen wir unwillkürlich ein Wachsthum der Schalen, sowohl bezüglich ihrer Längenausdehnnng, als auch der Dicke constatiren. Bei diesen jungen Individuen liegt auch der Zellkörper dicht der Schale an, während er im späteren Alter sich von derselben meist zurückzieht (vergl. Taf. XVII, Fig. 1, 11; Taf. XVIII, Fig. 6).

Bei ausgewachsenen Individuen findet sich dann häufig ein eigenartiger halsförmiger Vorsprung (Taf. XVII, Fig. 3; Taf. XVIII, Fig. 5, 6, 7), welcher sein Analogon nur bei den Trachelomonaden hat, bei denen bekanntlich die Kieselsäure enthaltende Schale bei manchen Arten, so Tr. lagenella, hispida, cylindrica etc., in einen halsartigen Fortsatz ausgezogen ist.

Bei manchen Formen ist dieses Hälschen sehr spitz ausgezogen und endet mit unverhältnissmässig kleiner Oeffnung (Taf. XVIII, Fig. 8); meist ist jedoch der Hals breit und kurz (Taf. XVII, Fig. 6); in noch anderen Fällen ist derselbe nicht vorhanden, sondern die Schale ist an ihrem vorderen Ende einfach glatt abgeschnitten (Taf. XVII, Fig. 4, 5, 9, 12; Taf. XVIII, Fig. 9); bei den typischen Formen beträgt die Breite des halsartigen Fortsatzes meist 3 μ, die Höhe desselben variirt zwischen 1,5—3 μ.

Einige Formen zeigten die hochinteressante Erscheinung der Bildung eines Mündungsrohres, indem von der Mündung des Gehäuses der Hals einwärts wuchs (Taf. XVII, Fig. 11); eine ähnliche Erscheinung bei Tr. volvocina erwähnt Bütschli[1]), der dieselbe als Abnormität auffasst; ich glaube jedoch in diesen Formen eine besondere Formeigenthümlichkeit zu erkennen, weshalb ich diese

1) Bütschli, Mastigophoren, p. 689.

Form als var. lagenella[1]) bezeichnen will. Als wirkliche Abnormitäten dagegen muss ich jene Formen von Chl. betrachten, welche Taf. XVII, Fig. 6 darstellt und deren Gehäuse an der einen Seite eingedrückt zu sein scheint, jedoch erstreckt sich dies nicht nur auf das Gehäuse, sondern auch auf den Weichkörper der betreffenden Individuen, indem derselbe, wenn auch in geringerem Maassstabe, dieselbe Erscheinung aufweist.

Ueber die Gestalt des Gehäuses ist bereits in der allgemeinen Uebersicht der Formen das Nöthige gesagt worden, ebenso über die Structur desselben, so dass mir nur einige Bemerkungen über jene Folgerungen bleiben, welche die Systematik aus den angeführten Beobachtungen ziehen muss.

Und zwar muss jene Form, welche sich von dem Typus durch langgezogene, cylindrische Körpergestalt unterscheidet, von demselben nothgedrungen systematisch unterschieden werden, weshalb ich sie als var. cylindrica bezeichnen werde (Taf. XVIII, Fig. 4), was dagegen jene Individuen betrifft, deren Schalen die bereits angezeigten Löcken zeigen, so erachte ich es diesbezüglich für am zweckmässigsten, wenn wir diese Formen als var. perforata abtrennen.

Die Farbe der Schale ist meist dunkelocker oder terra siennaartig; zuweilen zeigen sich jedoch, wie bereits erwähnt, ganz schwarze Gehäuse, ähnlich jenen Trachelomonaden, welche seiner Zeit Trachelomonas nigricans genannt wurden. Diese Färbung ist dem Chitin der Schale eigenthümlich. Zuweilen besitzen jedoch die Individuen eine fast farblose Schale, welche höchstens etwas gelblich in der Nuance des Chitins erscheint (Taf. XVIII, Fig. 2).

Der Körper unterscheidet sich von Polytoma nur durch sehr untergeordnete Merkmale, wie die beiderseits zugespitzte Gestalt und die etwas kürzeren Geisseln.

Die Körpergestalt ist sehr verschieden, was theils mit den bereits erwähnten langsamen Contractionen, theils mit den Nahrungsverhältnissen im Zusammenhange steht; aus eben diesem Grunde ist es vielleicht überflüssig, mich über diese Verhältnisse näher auszulassen.

---

1) Zur Rechtfertigung dieses Namens möge erwähnt sein, dass ein ganz ähnliches Mündungsrohr bei der marinen Rhizopodengattung Lagena bekannt ist.

Bezüglich der Grössenverhältnisse kann ich folgende Daten angeben:

Länge der Schale	15,	15,	15,	18,	15,	12,	15,	15,	16½,	15,	15 μ,
Breite „ „	10½,	9,	9,	15,	10,	10,	10½,	9,	12,	10,	12 μ,
Länge des Körpers	12,	9,	10½,	15,	12,	11,	6,	9,	9,	6,	9 μ,
Breite „ „	6,	7½,	8,	8,	6,	3,	6,	6,	5,	3,	6 μ.

Die Extreme schwanken daher bezüglich der Schale zwischen 12—18 μ, resp. 9—15 μ, bezüglich des Körpers 6—12 μ und 3—8 μ.

Der Körper ist von einer äusserst dünnen Membran umgeben, welche im Leben kaum sichtbar, nur nach Anwendung von Reagentien deutlich hervortritt.

Von dem vorderen Körperende treten zwei mittellange, bis an ihr Ende gleichdicke Geisseln durch die Oeffnung der Schale in's Freie. Dieselben erreichen meist kaum die Körperlänge, demzufolge vollführt auch der schwere Körper nur unbeholfen schwerfällige Bewegungen.

Die Geisseln stehen meist nach rückwärts geschwungen (Taf. XVII, Fig. 2, 5, 7 etc.), ihr Plasma scheint bei Weitem nicht so starr zu sein wie bei Polytoma.

Unterhalb der Geisselinsertion finden die zwei pulsirenden Vacuolen Platz, welche zu der Längsachse der Zelle meist etwas schief stehen und von ovaler Gestalt sind (Taf. XVIII, Fig. 2). Ueber ihre Function habe ich bereits im allgemeinen Theile berichtet.

Die Zellen von Chlamydoblepharis enthalten ebenfalls meist in grossen Mengen Stärke, welche auch hier in Form kugeliger, grösserer oder kleinerer Körnchen auftritt und sich häufig unterhalb des Kernes zu einer halbkugeligen, peripherischen Schicht ansammelt (Taf. XVII, Fig. 1, 2, 5, 7, 11; Taf. XVIII, Fig. 2).

Auch Excretkörnchen sowie rothes Oel finden sich nicht selten bei unter ungünstigen Verhältnissen lebenden Individuen; das letztere bildet zuweilen grössere, bis 2 μ im Durchmesser messende, rothe Tropfen, welche meist in Gesellschaft von Degenerationsvacuolen auftreten (Taf. XVII, Fig. 4), die letzteren können das Plasma durch ihre Zahl beinahe ganz schaumig gestalten (Taf. XVII, Fig. 3).

Zuweilen finden sich im Körperinneren die Excretkörnchen in Form von traubigen, aus zahlreichen rundlichen Körperchen bestehenden Klumpen (Taf. XVIII, Fig. 9).

Der Zellkern liegt zumeist im Centrum des Körpers und ist von rundlicher Gestalt, bläschenförmig; sein Durchmesser variirt zwischen 2—3 μ. Meine diesbezüglichen Angaben sind folgende: Durchmesser des Kernes 3, 3, 3, $2^1/_2$, 3, 3, 2, 3, 2, 3, 3 μ; bei günstiger Beleuchtung tritt bei dem tingirten Nucleolus, welcher bis $2^1/_2$ erreicht, deutlich seine auf p. 323 beschriebene Structur hervor (Taf. XVIII, Fig. 2).

Chlamydoblepharis wird auch durch einen rothen, kugeligen Augenfleck charakterisirt, welcher jedoch zuweilen fehlen kann (Taf. XVII, Fig. 9, 14; Taf. XVIII, Fig. 1); bei jenen Individuen, wo er vorhanden ist, liegt er an sehr verschiedenen Stellen des Körpers, meist jedoch an dem vorderen Ende desselben (Taf. XVII, Fig. 2, 5, 7); über die Structur desselben und das Vorkommen einzelner auffallend grosser Stigmata (Taf. XVII, Fig. 5) habe ich mich bereits geäussert.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Theilung in der Richtung der Längenachse, wobei jedoch nach erfolgter Theilung eine Verschiebung der Tochtersprösslinge stattfindet, welche eine Quertheilung vorzutäuschen scheint (Taf. XVII, Fig. 8). Vor der Theilung erfolgt die Zweitheilung des Zellkernes, dann die der Vacuolen, wie auch ein Theil der Amylum- und Excretkörnchen in die neue Zelle hinüberwandert. Zuweilen jedoch scheint ein Theil der Excretproducte ausgestossen zu werden, da ich in Schalen, welche bereits die Theilungssprösslinge enthielten, auch mehr oder minder zahlreiche Excretkörperchen sah (Taf. XVIII, Fig. 8).

Zuweilen finden sich im Körperinneren die Excretkörnchen in Form von traubigen, aus zahlreichen rundlichen Körperchen bestehenden Klumpen (Taf. XVIII, Fig. 9). Die Grösse der Theilungssprösslinge beträgt bis 9 μ, ihre Breite bis 6 μ; manchmal jedoch auch nur 6 μ, resp. 3 μ.

Das Freiwerden der jungen Chlamydoblepharis geschieht durch Zersprengen des Muttergehäuses, welches durch immer ungestümere heftige Bewegungen erfolgt.

Mehr als Zweitheilung konnte nie beobachtet werden, ebensowenig Copulation; dagegen gelang es mir auch in meinen Kulturen den Dauerzuständen dieser interessanten Volvocacee habhaft zu werden.

Und zwar zieht sich bei beginnender Austrocknung des Wassers, aber auch bei auftretendem Nahrungsmangel oder sonstigen un-

günstigen äusseren Einflüssen der Körper innerhalb der Schale kugelig zusammen und umgiebt sich mit einer relativ dicken, glänzenden Membran (Taf. XVII, Fig. 8). Eine Zeit lang können wir noch das Pulsiren der Vacuolen beobachten, dann verschwinden auch diese, und die Zelle ist nur noch ein stark glänzendes Protoplast, welches den meist deutlich erkennbaren Zellkern und mehr oder minder zahlreiche Amylumkörnchen einschliesst.

Jedoch können ebenso wie bei Polytoma nicht nur ausgewachsene Individuen in diesen Zustand übergehen, sondern auch jüngere Chlamydoblephariden, ja ich sah auch frisch getheilte Zellen Dauercysten bilden, welche dann frei ohne jede Schale — abgesehen von der frisch gebildeten Membran der Cysten — dalagen (Taf. XVIII, Fig. 3).

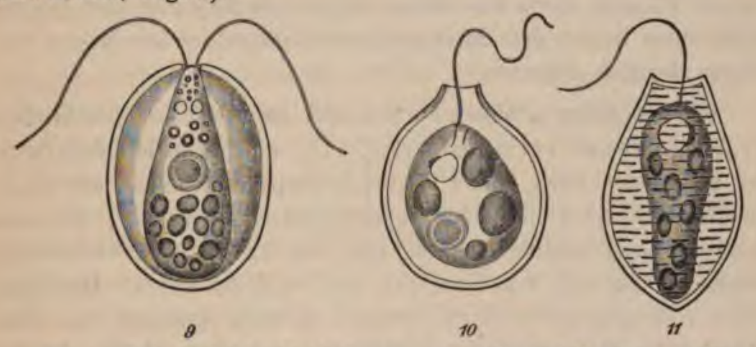


Fig. 9. Chlamydoblepharis brunnea (mihi), typische Form. — Fig. 10. Trachelomonas volvocina var. hyalina nov. var. — Fig. 11. Trachelomonas reticulata Klebs. (Fig. 9—10 nach der Natur; Fig. 11 nach Klebs, Organisation etc.)

Die Grösse dieser kugeligen Dauerzustände beträgt bis 12 μ, bei jüngeren Individuen 9 μ; zuweilen zieht sich der Körper innerhalb der Cyste noch nachträglich stark zusammen, so dass er bis zu 6 μ Durchmesser einschrumpft (Taf. XVIII, Fig. 3).

Dieser Dauerzustand erträgt dann unbehelligt Trockenheit etc.; nach Eintritt günstiger Lebensverhältnisse sprengen die Individuen ihre Hülle und setzen ihr Leben im Schwärmestadium weiter fort.

Was nun die systematischen Verhältnisse betrifft, müssen wir diese eigenthümliche Form jedenfalls generisch von Polytoma trennen, wozu uns die eigenthümliche Schale mehr als genügend berechtigt.

Nicht unerwähnt kann hier die mannigfache Uebereinstimmung mit gewissen Trachelomonaden und einer bisher noch nicht beschriebenen Chlamydomonade bleiben.

Die Trachelomonaden werden bekanntlich durch ein starres, fast immer rostbraunes Gehäuse charakterisirt, welches bei manchen Arten (s. z. Trachelomonas volvocina, lagenella etc.) glatt, bei anderen (wie Trachelomonas ornata, hispida eurystoma) dagegen mit verschiedenen Sculpturen, Stacheln, Dornen etc. verziert ist.

Nun ähneln manche farblose Formen den Chlamydoblephariden so sehr, dass ich Anfangs glaubte, es thatsächlich mit Trachelomonaden zu thun zu haben; erst das Auffinden der perforirten Varietät sowie die nähere eingehende Kenntniss der Körperverhältnisse liessen den durchgreifenden Unterschied der beiden Gattungen deutlich erkennen.

Die erwähnten farblosen Formen sind das von Klebs beschriebene Trachelomonas reticulata (Fig. 11), welches sich jedoch schon auf den ersten Blick von Chlamydoblepharis durch die eigenthümliche Structur der Schale unterscheidet; die andere, eine noch unbeschriebene hyaline Varietät von Trachelomonas volvocina, welche ich als var. hyalina nov. var. anführen werde. Die Schale dieser eigenthümlichen Form, welche zwischen Sphagnen von Torfsümpfen im Tátragebirge bei Késmárk gefunden wurde, ist fast kugelig, immer etwas in die Länge gezogen und ganz glatt. Die Länge desselben beträgt ca. 15 μ. An dem vorderen Ende finden wir eine kreisförmige Schlundöffnung, welche zuweilen von einem kleinen Walle überragt wird. Der Körper selbst stimmt im Allgemeinen mit dem der übrigen Trachelomonaden; im vorderen Körperdrittel liegt das Vacuolensystem mit dem anliegenden Augenflecke, im hinteren Theile dagegen der kugelige, bläschenförmige Zellkern; sonst finden sich zerstreut im Körper kleinere und grössere Stärkekörner.

Wie wir also sehen, erinnert diese hyaline Form sehr an Chlamydoblepharis; es sind jedoch wichtige Unterscheidungsmerkmale vorhanden; ein solches ist vor Allem die ausgesprochene Bilateralität des Chlamydoblepharidenkörpers, während der Weichkörper von Trachelomonas gewissermassen eine spirale Torsion erlitten

hat[1]), wodurch dann nur eine Körperseite zur vollkommenen Ausbildung gelangt. Dies gilt auch für alle anderen Eugleniden, unter denen bekanntlich eine abweichende Form, nämlich Eutreptia viridis, bilaterale Ausbildung zeigt, dementsprechend sie auch mit zwei Geisseln ausgerüstet ist.

Dem Unterschiede, welcher in der Grundform des Körpers beruht, gemäss zeigt sich auch eine grundverschiedene Ausbildung des Vacuolensystems, welches bei Trachelomonas nach dem bekannten Euglenatypus aus einem Reservoir und den zuführenden eigentlichen contractilen Vacuolen besteht; das Reservoir mündet dann in den Schlund; dagegen besteht bei Chlamydoblepharis das Vacuolensystem, wie oben beschrieben, aus zwei pulsirenden Vacuolen, welche in ziemlicher Entfernung von einander stehend in ihrer Function ganz unabhängig von einander sind.

Ein weiteres hochwichtiges Unterscheidungsmerkmal ist endlich das chemische Verhalten der Stärke, welche sich bei Chlamydoblepharis als Amylum, bei Trachelomonas dagegen als Paramylon erweist, und der Hülle, welche hier aus Kieselsäure, bei Chlamydoblepharis aus Chitin besteht.

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, dass Chlamydoblepharis unmöglich mit Trachelomonas identificirt werden, ja nicht einmal in Verwandtschaft gebracht werden kann. Vielmehr gilt das Letztere für eine hochinteressante neue Chlamydomonade, welche ich in einem Graben bei der einstigen Römerstadt Aquincum gefunden habe und zu Ehren des um die Erforschung der niederen Pilze hochverdienten Professor Dr. Julius Klein *Kleiniella stagnalis nov. gen. nov. sp.* nennen will.

Ich werde diese neue Gattung an anderer Stelle ausführlich beschreiben und hier nur auf den Umstand hinweisen, dass Chlamydoblepharis brunnea eine farblose Parallelform von Kleiniella darstellt, wie aus der Diagnose der letzteren Form hervorgeht, da diese folgendermassen lauten kann:

Makrozoiden 9—18 μ lang, 6—15 μ breit, mit starrer, farbloser, meist spindelförmiger Schale, zwei mittel-

---

1) Ich will jedoch bemerken, dass zuweilen sich beide Seiten des Körpers entwickeln und dann auch zwei Geisseln zur Ausbildung kommen. Auch Perty (Tab. X, Fig. 12) zeichnet derartige zweigeisselige Trachelomonas hispida-Individuen, welche in vielen anderen Beziehungen an die Chlamydomonaden erinnern.

langen Geisseln, zwei Vacuolen, centralem Nucleus und einem Pyrenoïde. Ein rothes Stigma. Chromatophor entweder in Form zahlreicher Scheiben oder nach dem Chlamydomonaden-Typus.

Mikrozoiden 9 μ lang, 5 μ breit, nackt, mit zugespitztem Vorderende, zwei Geisseln, Vacuolen, Zellkerne, rothem Stigma und hellgrünen Chromatophore.

Vermehrung ungeschlechtlich durch 2—4-Theilung; auf geschlechtlichem Wege durch Copulation der Isogameten. Zygoten bis 15 μ im Durchmesser, mit sternförmig verdickter Membran. Dauercysten und Palmellenzustand bekannt.

Hab. In einem Wiesengraben zu *Aquincum.*

Demnach steht Chlamydoblepharis mit Kleiniella in beiläufig demselben Verhältnisse, wie Polytoma zu Chlamydomonas, natürlich nur die morphologischen Verhältnisse in's Auge gefasst.

g) Chl. brunnea var. cylindrica nov. var.

(Taf. XVIII, Fig. 4.)

Die Schale ist 15 μ lang und nur 6 μ breit, wodurch die Körpergestalt langgezogen cylindrisch erscheint.

Die Schale ist auch ziemlich dick, rostbraun, structurlos und besitzt am Vorderende eine kleine Mündung, welche sich kaum zu einem Hälschen erhebt.

Der Körper erfüllt fast die ganze Schale, ist also ebenfalls langgestreckt, sehr hyalin und unterscheidet sich sonst durch gar nichts von der typischen Form.

h) Chl. brunnea var. lagenella nov. var.

(Taf. XVII, Fig. 11.)

Diese Form weicht hauptsächlich durch die eigenthümliche Art der Ausbildung des Halses, resp. Mündungsrohres der Schale ab.

Die Grössenangaben sind folgende:

Länge der Schale	15 μ,
Breite " "	9 μ,
Länge des Körpers	9 μ,
Breite " "	6 μ.

Aus diesem geht hervor, dass der Körper die rundliche, dünne Schale, welche vorn gerade abgeschnitten ist, kaum ausfüllt.

Das charakteristischeste Merkmal, die Schalenöffnung, ist gegen das Lumen des Gehäuses in ein kurzes, 1,5 μ langes Mündungsrohr ausgewachsen, welches an seinem oberen Rande eine ca. 3 μ messende Oeffnung hat und sich gegen unten zu plötzlich verschmälert.

Der Körper bietet nichts Bemerkenswerthes dar. Er ist meist konisch, an dem Geisselende stark zugespitzt und zeigt zumeist zahlreiche, in eine halb hohlkugelige Schicht vereinigte Amylumkörnchen.

i) Chl. brunnea var. perforata nov. var.

(Taf. XVII, Fig. 8; Taf. XVIII, Fig. 5.)

Die Schale der hierher gehörigen Formen ist von mehr oder minder zahlreichen Lücken durchbrochen, welche klein und unregelmässig auf der ganzen Schalenoberfläche zerstreut sind (Taf. XVIII, Fig. 5), in extremen Fällen jedoch finden sich nur relativ wenige (bis 12) grosse, runde Lücken, welche spiralig angeordnet sind und 2—3 μ im Durchmesser erreichen (Taf. XVII, Fig. 8).

Die Grössenangaben sind folgende:

Länge der Schale 16,5—15 μ,
Breite „ „ 12 μ.

Die Schalen haben auch zumeist noch einen bis 2 μ dicken Hals, dessen Wand zuweilen auch durchlöchert ist (Taf. XVIII, Fig. 5).

Der Körper unterscheidet sich in gar nichts von dem Typus.

Anhang.

Ueber die Familie der Sycamineen.

Im Jahre 1852 beschrieb Maxmilian Perty[1]) einen eigenthümlichen Organismus, welchen er Coccosphaera ambigua nannte, und welcher nach ihm aus zahlreichen, oft Hunderten oder Tausenden von einzelnen Zellen besteht, welche ohne verbindende Gallerte zusammenhängend meist langsam rotiren.

Die Entdeckung dieses merkwürdigen, von Perty selbst für zweifelhaft gehaltenen Wesens gerieth jedoch langsam in Vergessenheit, und erst im Jahre 1880 fand Van Thieghem[2]) diese Form im Bodensatze von Aquarien wieder, welche er, ohne Kenntniss von der Arbeit Perty's zu haben, Sycamina nigrescens nannte und ausführlich beschrieb.

Der Umstand, dass diese chlorophyllfreie Form von diesem Autor zu den Volvocaceen gestellt wurde, zwingt uns, derselben unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden und ihre systematische Stellung näher zu erörtern.

Die Colonien von Sycamina bestehen aus Hunderten oder Tausenden von kleinen, kugeligen Zellen, welche ähnlich den Colonien von Sorastrum zusammenhängen, ohne von einer gemeinsamen Hülle umschlossen zu sein.

Die einzelnen Zellen enthalten einen schwarzen, chocoladefarbigen, zuweilen röthlichen oder violetten Farbstoff, jedoch kein Chlorophyll; jede Zelle hat vier Geisseln und ist von einer relativ dicken Membran umgeben, welche jedoch unter gewissen Umständen sich auflösen und verschleimen kann.

Die Fortpflanzung erfolgt entweder durch eine Theilung der Colonien oder durch Zerfallen derselben, worauf die einzelnen Zellen sich mehrere Mal theilen, ein Vorgang, der sehr an die Fortpflan-

---

1) Perty, Kleinste Lebensformen, Tab. 16, Fig. I.

2) Van Thieghem, Sc. nigr. une volvocien depourvue de chlorophyll. Ann. d. sc. natur. 1880.

zungsverhältnisse von Polytoma erinnert. Die Theilungssprösslinge treten dann meist wieder in neue maulbeerförmige Colonien zusammen.

Ausserdem ist von Van Thieghem auch noch die Bildung von Dauerzuständen beobachtet worden.

Bezüglich der Détails all' des hier soeben Gesagten muss ich jedoch auf die Originalarbeit verweisen; es bleiben mir nur noch einige Worte bezüglich der systematischen Stellung dieses eigenthümlichen Organismus', dessen Kenntniss noch in Manchem als mangelhaft bezeichnet werden kann.

Der zweite Entdecker dieser Form, Van Thieghem, stellt sie in die unmittelbare Nähe der Chrysomonaden, und zwar der Gattungen Synura, Syncrypta und Uroglena.

Ich kann mich dieser Ansicht nur theilweise anschliessen, da ich Uroglena am liebsten in die Nähe der Cryptomonadinen stellen würde, wozu die Asymmetrität des Körpers, welche sich am auffälligsten in der Ausbildung des Geisselsystems zeigt, vielleicht berechtigt; Syncrypta und Synura dagegen zeigen in Bau und — soweit bisher bekannt — Entwickelung alle Merkmale des Volvocaceentypus. Als solches ist die ausgesprochene Bilateralität des Körpers zu betrachten, mit der dann die paarige Ausbildung der Geisseln, Vacuolen und zuweilen der Chromatophoren, ja bei manchen Formen, so z. B. Syncrypta, auch der Stigmata in causalem Zusammenhang stehen. Als ferner typisch für die Volvocaceen müssen wir die holophytische Ernährung betrachten.

Wenn wir nun, diese Merkmale in's Auge fassend, die bisher bekannten Flagellatengruppen überblicken, werden wir unbedingt auf jene interessante Erscheinung aufmerksam, dass wir neben den farblosen und grünen Volvocaceen noch eine dritte Serie von Parallelformen zu unterscheiden haben, welche jene, sowohl einzellige, als auch colonienbildende Formen umfasst, welche bisher in den Systemen theils in der Gruppe der Cryptomonaden, theils der Chrysomonaden vertheilt waren.

Jene eigenthümlichen parallelen Formen, deren wir bereits bei Besprechung der Systematik der Gattung Polytoma gedachten, finden sich auch unter den braunen Flagellaten, wie dies in der nachfolgenden kleinen Tabelle zusammengestellt ist;

Chlorophyllfreie Formen:	Grüne Formen:	Braune Formen:
[Polytomeen][1])	[Volvocineen]	[Chrysomonadinen]
Polytoma,	*Chlamydomonas,*	*Hymenomonas,*
Chlamydoblepharis,	*Kleiniella,*	*Chrysopyxis,*
Sycamina,	*Eudorina?*	*Synura,*
?	*Physocytium.*	*Stylochrysalis.*

Natürlicher Weise ist zwischen den Parallelformen hier nur auf morphologische Coincidenz reflectirt, da wir in der Entwickelung sehr geringe, ja zuweilen fast gar keine Uebereinstimmung bemerken.

Wir glauben es daher für gerechtfertigt, wenn wir jene braune Parallelformen, welche in Bau und Entwickelung miteinander übereinstimmen, in eine Gruppe zusammenfassen, welche dann als braune Volvocaceen einen dritten Volvocineentypus darstellt.

In dieser Gruppe müssen wir dann natürlich die einzelligen Formen von den mehrzelligen in besonderen Familien absondern.

Zu den einzelligen Formen hätten wir zu rechnen:

1. Hymenomonas roseola Stein,
2. Mallomonas Plössli Perty,
   " pelagica Imhof,
   " acaroides Zach.,
   " " var. producta Sel.,
3. Nephroselmis olivacea Stein,
4. Stylochrysalis parasita St.,
5. Chrysopyxis bipes St.

Zu den coloniebildenden dagegen:

6. Synura uvella Ehrb. und
7. Syncrypta volvox Ehrb.

Von diesen würden die ersten drei Gattungen der Familie der Chlamydomonaden, die zwei folgenden vielleicht den Phacoteen, Synura und Syncrypta dagegen den Volvocineen entsprechen.

Aus dem Gesagten wird jedoch zugleich deutlich, dass Sycamina viel mehr Anklänge sowohl in Bau, als auch Entwickelung

---

1) Die Ausdrücke Polytomeen etc. werden hier nur zur Bezeichnung aller farbloser, grüner etc. Formen benutzt.

an die Polytomeen als an die Chrysomonaden zeigt, obwohl eine innere Verwandschaft mit den letzteren unleugbar ist, jedenfalls wird jedoch, wenn auch nur provisorisch, eine Trennung von beiden Gruppen nothwendig sein. Bei weiterer Ausbreitung unserer Kenntnisse wird es sich dann erst ergeben, ob die Familie der Sycamineen aufrecht erhalten werden kann, oder ob die einzige hierher gehörige Gattung nicht doch zweckmässiger mit den coloniebildenden Chrysomonadinen zu vereinigen ist.

Budapest, den 31. Januar 1894.

Nachschrift.

Die vorliegende Arbeit war bereits im Drucke, als das 3. Heft des „Biologischen Centralblattes“ (1894) einige kurze Bemerkungen aus der Feder Prof. Blochmann's bezüglich der karyokinetischen Kerntheilung bei Polytoma uvella Ehrb. brachte, welche den indirecten Verlauf dieses Vorganges mit Bestimmtheit nachwiesen. Vergl.: F. Blochmann, Kleine Mittheilungen über Protozoën. 2. Die Kerntheilung bei Polytoma uvella, Biolog. Centralblatt, 1894, Heft 3, p. 87—88.

Budapest, den 1. März 1894.

R. F.

Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme einiger näher bezeichneter, sind bei [illegible] Vergrößerung nach der Natur gezeichnet.

Tafel [illegible]

Fig. 1—6. Polytoma uvella Ehrb.

Fig. 1. Typisches Exemplar.

Fig. 2. [illegible] Individuum mit nur [illegible] [illegible] Geißeln.

Fig. 3. Individuum mit [illegible] [illegible].

Fig. 4. [illegible] [illegible] Exemplar mit in Körnchen zerfallenen [illegible].

Fig. 5. [illegible] [illegible] [illegible] Exemplar.

Fig. 6. [illegible] Individuum mit [illegible] [illegible] Hüllhaut.

Fig. 7. P. uvella var. [illegible] Perty. Typisches Exemplar mit braunem Pigment.

Fig. 8—11. P. uvella Ehrb.

Fig. 8. A[illegible], verkümmertes Individuum mit einem distalen Oeltropfen.

Fig. 9. Nach hinten verschmälerter, zum Theil contrahirter Schwärmer.

Fig. 10. Mit Amylum vollgepfropftes Exemplar aus einer stark faulenden Infusion.

Fig. 11. P. spicata Krass. Typisches Exemplar.

Fig. 12 u. 13. P. uvella Ehrb.

Fig. 12. Unter ungünstigen Verhältnissen lebendes Individuum mit contrahirtem Protoplast und einem Oeltropfen.

Fig. 13. Krankhaftes Exemplar mit deutlichem farblosen Stroma.

Fig. 14. P. spicata Krass. Breites Individuum mit eigenthümlich pyrenoid-



Fig. 5—17. Fortpflanzung von P. uvella Ehrb.

Fig. 5. Zweitheilung mit wellenförmiger Theilungsebene.

Fig. 6. Typische Zweitheilungsform. Der Kern hat sich soeben getheilt.

Fig. 7. Die Theilung ist succedan fortgeschritten; die eine Tochterzelle hat sich in zwei ungleiche Hälften getheilt.

Fig. 8. Der Theilungscyklus endigt mit der ersten Division. Die Sprösslinge rotiren lebhaft in der Mutterhülle.

Fig. 9. Achttheilungsform. Gewöhnliche Form.

Fig. 10. Viertheilungsform. Gewöhnliche Form.

Fig. 11. Viertheilungsform. Der Theilungscyklus endigt mit der Viertheilung. (S. Fig. 8.)

Fig. 12. Abnorme Zweitheilung mit Verlagerung der Individuen.

Fig. 13. Achttheilungszustand. Seltenere Form.

Fig. 14. Abnorme Viertheilung mit Verlagerung der Individuen.

Fig. 15. Dauercyste mit stark zurückgezogenem, dichtem Protoplaste.

Fig. 16. Copulation. Erstes Stadium, in welchem die Kerne einander näher rücken.

Fig. 17. Zygote mit körnerreichem Protoplasma und ringförmiger Lagerung des Amylums.

Tafel XVII.

Fig. 1—7. Chlamydoblepharis brunnea nov. gen. nov. sp.

Fig. 1. Typische Form.

Fig. 2. Kleines, stark contrahirtes Individuum.

Fig. 3. Krankhaftes, degenerirtes Individuum mit nicht contractilen Vacuolen.

Fig. 4. Spindelförmige Schale mit stark contrahirtem, kugeligem Protoplaste, Degenerationsvacuolen und Oelbildung.

Fig. 5. Grosses, dickschaliges Exemplar mit starker Amylumschicht und auffallend grossem Stigma.

Fig. 6. Krankhaftes Individuum mit abnormer Schale.

Fig. 7. Junges, typisches Exemplar mit enganliegender Schale.

Fig. 8. Chl. brunnea var. perforata nov. var. Im Innern der Schale liegt eine Dauercyste.

Fig. 9 u. 10. Chl. brunnea.

Fig. 9. Langes, schmales, mit Hals versehenes Exemplar.

Fig. 10. Junges Individuum mit auffallend kleinem Kerne.

Fig. 11. Chl. brunnea var. lagenella nov. var. Typisches Exemplar.

Fig. 12. Chl. brunnea. Stark contrahirtes Individuum mit hinten zugespitzter Schale.

Tafel XVIII.

Fig. 1—3. Chlamydoblepharis brunnea nov. gen. nov. sp.

Fig. 1. Junges Individuum mit fast farbloser Schale und grossen Stärkekörnern.
Fig. 2. Kugeliges Individuum mit farbloser Schale. 880fache Vergr.
Fig. 3. Dauerzustand von Chl. brunnea mit secundär abgeschiedener Chitinmembran.

Fig. 4. Chl. brunnea var. cylindrica nov. var. Typisch hyalines Exemplar.

Fig. 5. Chl. brunnea var. perforata nov. var. Eine unregelmässig durchbrochene Schale; der Protoplast ist nicht gezeichnet. 880fache Vergr.

Fig. 6—9. Chl. brunnea.

Fig. 6. Uebergang zu der perforirten Varietät mit zahlreichen Poren und Faltenbildung der Schale.
Fig. 7. Zweitheilungszustand.
Fig. 8. Zweitheilungszustand. Die Individuen haben sich verlagert und täuschen Quertheilung vor. In der mit ausserordentlich engem Halse versehenen Schale liegen einige ausgestossene Excretkörnchen.
Fig. 9. Grosses Individuum mit vorn glatt abgeschnittener Schale und in traubenförmigen Massen vereinigte Excretproducten. Im distalen Körpertheile liegt eine Degenerationsvacuole.

Ueber das Verhalten des diastatischen Enzyms in der Keimpflanze.

Von

Dr. J. Grüss in Berlin.

Mit Tafel XIX u. XX.

Untersuchungs-Methoden.

Um den Quantitätsunterschied der Diastase in zwei Flüssigkeiten zu untersuchen, wurde nach dem älteren Verfahren die Jodreaction angewendet: Es wurde zu jeder der beiden Flüssigkeiten eine gleiche Menge Stärkekleister gesetzt und dieser eine gleiche Zeit lang den Wirkungen der Diastasemengen überlassen. Ist in beiden Fällen gleichviel von dem Ferment vorhanden, so muss eine gleiche Menge von zugesetzter Jodtinctur eine gleiche Färbung hervorbringen. Ist das eine Gemisch blau, das andere violett, weinroth oder hell gefärbt, so enthält das erstere weniger, das letztere mehr Diastase.

Diese Methode giebt sehr unsichere Resultate und lässt uns überhaupt im Stich, wenn die Diastasemengen nicht sehr verschieden sind; ausserdem kann man nur auf ein Mehr oder Weniger schliessen. Ferner tritt hier noch ein anderer Umstand störend auf: Die Jodstärke wird allmählich zersetzt durch Körper, die den Gummiarten oder den Pflanzenschleimen angehören. Setzt man z. B. zu einem Gemisch von gleichen Mengen Stärkekleister und Gummi arabicum — beides 1procentige Lösungen — einige Tropfen Jodtinctur, so wird die gebildete Jodstärke heller und heller und verschwindet

schliesslich ganz, während die reine Jodstärke sich beliebig lange hält. Ein gleiches Verhalten wie Gummi arabicum zeigt auch ein gekochter Malzauszug. Geringe Mengen von Diastase lassen sich mit der erwähnten Jodstärkereaction nicht nachweisen. Ist die Quantität der umzusetzenden Stärke im Verhältniss zu dem vorhandenen Ferment sehr gross, so kann selbst nach 18—24 Stunden auf Zusatz von Jod die Lösung tief blau gefärbt werden. In diesem Fall kann der Nachweis von Diastase nur mittelst Fehling'scher Lösung erfolgen. Es geschieht dies folgendermassen:

Man prüft zunächst die Diastaselösung auf Zucker, indem man sie mit Fehling'scher Lösung kocht. Erhält man keinen Niederschlag von Kupferoxydul, so setzt man die Fermentlösung zu einer nicht zu grossen Menge 1 procentigen Stärkekleisters und lässt das Gemisch 18—24 Stunden stehen. Gleichzeitig damit achtet man darauf, ob auch nicht der reine Stärkekleister in derselben Zeit etwa durch den Einfluss von Spaltpilzen verändert werden könnte. Die aus der Stärke gebildete Maltose wird mit Fehling'scher Lösung bestimmt. Enthält die Diastaselösung selbst Zucker, so hat man zuerst diesen in einem abgemessenen Quantum zu ermitteln. Darauf setzt man ein abermals abgemessenes Quantum, dessen Zuckergehalt also bekannt ist, zu dem Stärkekleister. Die aus dem Gemisch erhaltene Zuckermenge vermindert um diejenige, welche die Diastaselösung für sich enthält, entspricht der Fermentwirkung und ist durch dieselbe aus der Stärke entstanden.

Wenn es sich darum handelt, das Verhältniss anzugeben, in welchem die Diastasemengen zweier oder mehrerer Flüssigkeiten zu einander stehen, so hat man zunächst darauf zu achten, dass sich bei Unterbrechung des Versuchs in den Flüssigkeiten noch überschüssiger Stärkekleister vorfinden muss, und zwar in dem Maasse, dass die Umsetzung innerhalb der Grenzen stattfindet, für welche das Proportionalitätsgesetz noch Gültigkeit hat. Alsdann ist nach Kjeldahl die Kupfer reducirende Wirkung bei gleicher Zeitdauer, Temperatur und Concentration der Diastasemenge proportional. Unter diesen Voraussetzungen geben die Mengen von CuO, welche man aus den Versuchsflüssigkeiten erhält, das Verhältniss an, in welchem die Diastasemengen zu einander stehen.

Es kommt nun darauf an, aus den Pflanzentheilen, deren Diastasegehalt man relativ bestimmen will, Auszüge herzustellen.

Nach Brown und Morris[1]) werden die Pflanzentheile getrocknet, zerrieben und dann zu einer nach Lindtner's Methode zubereiteten Stärkelösung gesetzt. Nach einer Einwirkung von 48 Stunden wird die gebildete Maltose bestimmt. Um Spaltpilze abzuhalten, wird der Mischung etwas Chloroform zugesetzt.

Bei diesem Verfahren wirken natürlich etwa vorhandene Gerbstoffe störend ein. Ausserdem wird durch das Trocknen ein Theil der Diastase zersetzt. Man beobachtet dies bekanntlich, wenn man eine Diastaselösung fällt und den getrockneten Niederschlag wieder auflöst.

Bei meinen Untersuchungen schlug ich folgenden Weg ein: Die Pflanzentheile A und B werden — jeder für sich — in möglichst dünne Scheiben zerschnitten, wie man solche für die gröbere mikroskopische Untersuchung verwendet. Dann bringt man die beiden Partien, die annähernd gleich sein müssen, in gleiche Mengen von concentrirtem Glycerin. Die Letzteren müssen so gewählt sein, dass man etwa 10 ccm für die Untersuchung verwenden kann; andererseits müssen die Schnitte völlig in Glycerin eingebettet liegen. Die beiden Flüssigkeiten bleiben mindestens zwei Wochen stehen.

Die Zellen der Pflanzentheile sterben bald ab, und die Diastase diffundirt dann in das Glycerin. Je länger dieser Vorgang dauert, desto reicher an Ferment wird der Extract. Am besten ist es, die Schnitte der Pflanzentheile mit dem Mikrotom herzustellen, damit sie alle gleich dick werden.

Der Vortheil dieses Verfahrens liegt darin, dass die Auszüge keine oder nur Spuren von Maltose enthalten, die man für gewöhnlich vernachlässigen kann. Wie die Maltose verhalten sich auch die Gerbstoffe, welche sich in concentrirtem Glycerin schwer lösen; so zeigen z. B. Schnitte selbst nach längerem Liegen in Glycerin noch die Gerbstoffreaction.

Nach dieser Methode liessen sich Diastaseauszüge aus Stengelstücken herstellen; ähnliche Stücke dagegen von demselben Material, die nur nach der v. Wittich'schen Methode behandelt wurden, gaben wahrscheinlich in Folge des Trocknens keine Spur des Ferments ab. Dieser Methode gemäss werden die Pflanzentheile zer-

---

1) Chemistry and Physiology of foliage leaves in „Journal of the Chemical Society", Mai 1893.

kleinert, getrocknet und dann mit absolutem Alkohol übergossen, um die Gerbstoffe auszuziehen. Der Alkohol wird nach 24 Stunden abgegossen und durch gelindes Erwärmen vollständig entfernt. Die Schnitte werden nun ein wenig angefeuchtet und nach einiger Zeit in das Glycerin gelegt, welches dann die Diastase auszieht.

Von den beiden Extracten, welche man aus den Pflanzentheilen A und B hergestellt hat, hebt man je 5 ccm ab, kocht sie mit Fehling'scher Lösung und bestimmt so ihren Zuckergehalt. In den meisten Fällen jedoch wird derselbe so gering sein, dass man ihn vernachlässigen kann. Bevor man zur eigentlichen Untersuchung übergeht, hat man sich durch einen Vorversuch zu vergewissern, ob der Gehalt an Diastase in den Extracten ein hoher oder niedriger ist. Man bringt einige Cubikcentimeter zu einer beliebigen Menge 1 procentigen Stärkekleisters und prüft nach einiger Zeit mit Jodtinctur oder Fehling'scher Lösung. Man wählt dann die aufeinander einwirkenden Mengen so, dass ein bestimmtes Quantum des Extractes in etwa 18 Stunden weniger als 1 g Maltose producirt, und dass dann noch etwas Stärke übrig geblieben ist.

Ist beispielsweise der Diastasegehalt ein niedriger, so werden von den beiden Extracten A und B je 8 ccm mit einer Pipette abgehoben und zu 80 ccm Stärkekleister gesetzt. Nach 18 Stunden wird die Saccharification in den beiden Gemischen gleichzeitig unterbrochen, indem man zu ihnen 10 ccm Fehling'sche Lösung zufliessen lässt. Das bei der Erwärmung niederfallende Cuprooxyd wird abfiltrirt und in Kupfer oder Cuprioxyd verwandelt, aus welchem man den Zuckergehalt berechnet. Bei genauen Bestimmungen muss bekanntlich auch die zuzusetzende Menge Fehling'scher Lösung in einem bestimmten Verhältniss zu der Zuckerlösung stehen. Man hat also die Zuckermengen a und b ermittelt, welche der Wirkung der Diastasemengen in den Extracten A und B entsprechen. Findet man nun, dass $a = 2b$ ist, so beträgt die Diastasemenge in dem Extract A etwas mehr als die doppelte Diastasemenge in dem Extract B; denn lässt man ein doppeltes Quantum des Ferments auf Stärkekleister einwirken, so erhält man bekanntlich etwas weniger als die doppelte Menge Maltose. Indessen ist dieses Minus ein geringes, so dass man ohne allzugrossen Fehler die Menge des gebildeten Zuckers der wirksamen Diastasemenge proportional setzen darf, besonders wenn es sich um kleine Quantitäten handelt.

In der Art und Weise, wie die Diastase den Pflanzentheilen entzogen wird, um sie auf verdünnten Stärkekleister oder Stärkelösung einwirken zu lassen, sind die Methoden verschieden. Nach Brown und Morris werden die Objecte durch Chloroformdampf getödtet und nach Entfernung des Chloroforms getrocknet. Die Theile werden dann fein zerrieben und zur Hälfte der Stärkelösung, die nach Lindtner's Methode zubereitet ist, hinzugesetzt. Nach einer kürzeren oder längeren Einwirkung wird die Maltose mittelst Fehling'scher Lösung bestimmt. Die andere Hälfte der gepulverten Masse wird direct mit der Fehling'schen Lösung behandelt und der dadurch entstandene Niederschlag in Abrechnung gebracht.

Nach meiner zuletzt befolgten Methode werden die Pflanzentheile in Glycerin zerrieben und dann längere Zeit stehen gelassen, wodurch vermieden wird, dass durch das Trocknen ein Theil der Diastase unwirksam gemacht wird. Diese in Glycerin zerriebene Masse wird in derselben Weise wie das oben erwähnte trockene Pulver zur Untersuchung verwendet. Zur Vereinfachung des Verfahrens kann man die zerriebene Masse sich absetzen lassen und von der darüber stehenden Flüssigkeit ein bestimmtes Quantum mittelst einer Bürette abheben. Die Wirkung kann dann für die ganze Menge des Glycerins berechnet werden.

Die Diffusion der Diastase.

Nach den Löslichkeitsverhältnissen der Diastase zu urtheilen, muss dieselbe allerdings zu den colloidalen Substanzen gerechnet werden. Indessen ist die Ansicht, nach welcher die letzteren gänzlich diffusionsunfähig sind, nicht mehr aufrecht zu erhalten, da gewisse Eiweisskörper durch die Zellhaut hindurchzugehen vermögen. Schon aus diesem Grunde kann man von der Diastase vermuthen, dass ihr die Eigenschaft der Diffusionsfähigkeit zukommt, dass sie durch Pergamentpapier, durch engporige Thonzellen und durch Cellulosemembranen, wenn auch nicht mit grosser Leichtigkeit, hindurchzudringen vermag. In der Literatur findet man hierüber widersprechende Angaben. So wird z. B. von Hirschfeld[1]) behauptet,

1) E. Hirschfeld, Ueber die chemische Natur der vegetabilischen Diastase. Pflüger's Archiv für Physiologie 1886, Bd. 39, p. 513.

dass Pergamentpapier für Diastase so gut wie undurchlässig sein soll. Er fand, dass nach sechs- bis zwölfstündiger Versuchsdauer keine Diastase aus dem Dyalisator ausgetreten sei. Dagegen konnte schon Krabbe[1]) constatiren, dass ein Austritt von Diastase aus kleinen, mit angefeuchtetem Pergamentpapier dicht verbundenen Gläschen erfolge, welche sich 2—3 Stunden in kleinen, 4 ccm eines 0,5procentigen Stärkekleisters enthaltenden Bechergläsern befanden. Ein ähnliches Resultat wurde von ihm erhalten, als er Diastaselösung durch Bakterienfilter hindurchgehen liess. Ferner wurden von ihm zur Filtration engporige Thonzellen benutzt, wie man sie zur Herstellung von elektrischen Batterien verwendet. Werden dieselben mit Diastaselösung gefüllt und in leere Bechergläser gestellt, so lässt sich stets das Ferment in der durchgelaufenen Flüssigkeit nachweisen. Bei diesem Versuche filtrirt man mit Druck, welcher von der Flüssigkeitssäule in der Thonzelle auf den Boden und die Seiten derselben ausgeübt wird. Ein anderes Resultat erhielt Krabbe, als er die mit Malzauszug gefüllten Thoncylinder in destillirtes Wasser stellte, wodurch bei gleichem Niveau innerhalb und ausserhalb der Thonzelle der Druck aufgehoben wird. Die Diffusion der Diastase soll in diesem Falle gänzlich aufgehoben sein: es liessen sich in dem destillirten Wasser oder in dem Stärkekleister, welcher statt desselben genommen wurde, niemals auch nur Spuren von Diastase nachweisen.

Dieses negative Resultat lässt sich wahrscheinlich dadurch erklären, dass die durch die Thonwand diffundirte Diastase nicht die ganze Menge des Stärkekleisters umgewandelt hat. Als nun die Jodtinctur hinzugesetzt wurde, musste natürlich Blaufärbung eintreten.

Um diese Sache näher zu untersuchen, wurden Thonzellen von 15 cm Länge, 3,5 cm Durchmesser und $2\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$ und $6\frac{1}{2}$ mm Wandstärke verwendet. Dieselben wurden mit destillirtem Wasser angefüllt und in einen weiten Glascylinder gestellt, welcher die Diastaselösung enthielt. Durch einen Vorversuch zeigte es sich, dass sich die Niveaux verändern. Daher wurde der Versuch so unternommen, dass das Wasser innen höher stand als die umgebende Flüssigkeit. Nach einigen Tagen wurde dasselbe herausgenommen

1) G. Krabbe, Untersuchungen über das Diastaseferment. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXI.

und zu einprocentigem Stärkekleister gesetzt. Mittelst Fehling'scher Lösung liess sich leicht constatiren, dass eine Umsetzung in Zucker stattgefunden hat. Es zeigte sich hierbei auch, dass die Diastase in um so geringerer Menge diffundirt, je dicker die Thonwand ist.

Im Anschluss daran wurden Versuche angestellt über das Verhältniss der Diffusionsfähigkeit der Diastase zu derjenigen anderer Körper. Die Ausführung geschah folgendermasssen: Ein Quantum Diastase wurde in 215 ccm Wasser gelöst. Dieselbe wurde aus concentrirtem Malzextract mittelst Alkohol gefällt. Der Niederschlag wurde zwischen 50° und 55° längere Zeit erwärmt, dann in Wasser gelöst und abermals gefällt. Diese Diastaselösung wurde in einen verschliessbaren Glascylinder gebracht, in welchen nun eine Thonzelle mit 88 ccm Wasser gestellt wurde. Nach sieben Tagen, während welcher Zeit die Temperatur zwischen 0° und 8° C. schwankte, wurde der Versuch unterbrochen. Zu beiden Flüssigkeiten innerhalb und ausserhalb der Thonzelle wurde soviel Alkohol hinzugesetzt, bis keine Fällung mehr erfolgte. Die beiden Niederschläge wurden abfiltrirt, getrocknet und gewogen; darnach sind 0,032 g Diastase durch die Thonwand diffundirt und 0,212 g zurückgeblieben. Es sind also im Ganzen 0,244 g Diastase verwendet worden, mithin betrug die Concentration der angewandten Lösung 0,1 %, es gingen durch 13,1 % und pro Tag 0,0045 g.

Die Zahl 13,1 % entspricht nun entschieden nicht der Wirklichkeit, denn abgesehen davon, dass die Diastase nicht rein dargestellt ist, kommt noch ein anderer Umstand in Betracht. Beim Trocknen der Diastase erhält man einen Körper, welcher, wenn er wieder gelöst ist, etwas an fermentativer Kraft eingebüsst hat; es verliert wahrscheinlich das Diastasemolecül durch das Trocknen einen Theil des mit ihm chemisch verbundenen Wassers. Demgemäss ist die Concentration 0,1 % zu niedrig und die Zahl 13,1 % zu hoch.

Dagegen liess sich constatiren, dass die Diastase in Folge der Diffusion von Eiweiss befreit wird. Während die angewandte Lösung noch Spuren von Eiweiss enthält, giebt die diffundirte Diastase mit dem Millon'schen Reagens nur eine gelblichweisse Färbung. Lässt man dagegen eine Diastaselösung mit Druck durch die Thonwand hindurchgehen, so werden immer noch Spuren mitgerissen, obwohl der grösste Theil des Eiweisses zurückgehalten wird. Die Diffusion bildet also ein Mittel, die Diastase vom Eiweiss zu trennen, und ist für die Reindarstellung derselben zu empfehlen.

Anders wie Eiweiss verhält sich Gummi: In 125 ccm Wasser wurden 1,69 g gereinigten Gummi arabicums gelöst. Darin wurde eine Thonzelle mit 85 ccm Wasser gestellt. Nach sieben Tagen und unter denselben äusseren Bedingungen, wie oben für die Diastaselösung angegeben, wurden aus der inneren Lösung mit Alkohol 0,0895 g Substanz ausgefällt. Darnach diffundirten 5,3 % und 0,0128 g pro Tag bei einer Concentration von 1,3 %.

Mit Diastase und Gummi wurde gleichzeitig auch mit Dextrin der Versuch angestellt, bei einer Concentration von 1,2 % diffundirten in den sieben Tagen nur 1,6 %. Die Lösung wurde gleichfalls mit Alkohol behandelt. Wenn auch der Versuch mit Diastase keine ganz genauen Werthe liefert, so zeigt er doch, dass dieser Körper besser wie Gummi, Dextrin und schliesslich Eiweiss, welches nicht diffundirt, durch die Thonwand hindurchzugehen vermag.

Ein anderer Versuch, bei welchem die Flüssigkeiten innerhalb und ausserhalb der Thonzelle von annähernd gleicher Quantität waren, ergab ein ähnliches Resultat. Der Thoncylinder, welcher 31 ccm Wasser enthielt, befand sich in einem verschlossenen Glascylinder mit 34 ccm Diastaselösung, welche etwas niedriger stand als das Wasser und deren Concentration 2,5 % betrug. Dieselbe wurde folgendermassen ermittelt: Ein starker Malzextract wurde zwischen 50° und 60° erhitzt, die herausfallenden Eiweissstoffe abfiltrirt, und dann die Lösung mit Alkohol gefällt. Der abfiltrirte, gewaschene und getrocknete Niederschlag wurde nebst Filter und Trichter gewogen und dann mit Wasser übergossen, welches somit die Diastaselösung lieferte. Der Gehalt derselben an Substanz = 0,859 g ist gleich dem Verlust, welchen der Trichter nebst getrocknetem Filter und Rückstand an Gewicht erlitten hat. Die Concentration der Diastaselösung beträgt mithin 2,5 %. Nach drei Tagen wurde die Diffusion unterbrochen. Die beiden Versuchsflüssigkeiten wurden mit Alkohol versetzt, die Niederschläge getrocknet und gewogen. Die äussere Flüssigkeit enthielt nun 0,535 g, die innere 0,089 g Diastase. Der Verlust gegen die ursprünglich angewandte Menge rührt zum grössten Theil daher, dass die Thonwand noch eine gewisse Menge an Substanz zurückbehalten hat. Die Durchschnittstemperatur betrug 20° C. Unter diesen Bedingungen sind demnach 10,3 % Diastase diffundirt. Die Prüfung auf die Fähigkeit zu saccharificiren ergab, dass die diffundirte Diastase wirk-

samer ist als die nicht diffundirte. Die aus der äusseren Flüssigkeit gefällte Diastase wurde nebst Filter getrocknet und gewogen, dann mit Wasser übergossen und zurückgewogen. Dadurch wurde eine Lösung von 0,532 g Diastase in 250 ccm Wasser erhalten. In derselben Weise wurde die diffundirte Diastase behandelt, wodurch eine Lösung von 0,05 g in 25 ccm Wasser und im Verhältniss zu der ersteren von etwas geringerer Concentration hergestellt wurde. Dieselbe wurde sowie 25 ccm der ersteren Lösung zu 50 ccm einprocentigen Stärkekleister gesetzt. Die Einwirkung dauerte 20 Minuten.

Darnach lieferte der durch die diffundirte Diastase gebildete Zucker 0,056 g CuO; derjenige durch die nicht diffundirte 0,047 g CuO. Es ist somit das Ferment durch die Diffusion gereinigt worden und hat an Wirksamkeit nicht verloren.

Wie Brown und Heron angeben, sinkt die diastatische Wirksamkeit eines Malzauszuges um so mehr, je mehr Eiweiss durch Erwärmen coagulirt und niedergeschlagen wird; auch durch mehrmaliges Ausfällen mittelst Alkohol wird der Auszug schwächer und schwächer. Diese Erscheinungen erklären sich nach obigen Untersuchungen dadurch, dass die niederfallenden Eiweissstoffe Fermentteile mit niederreissen, und in Folge dessen die Concentration der Diastaselösung geringer wird. In ähnlicher Weise werden auch Farbstoffe durch niederfallendes Aluminiumhydroxyd mitgefällt und die Diastase gleichfalls durch Aluminiumphosphat. Ebenso werden bei der Fällung mit Alkohol einige Diastasemicellen von den Eiweissstoffen umhüllt und auf diese Weise zurückgehalten, wenn der Niederschlag nachher wieder gelöst wird.

Da im pflanzlichen Gewebe die Stärke meist in der Form von Maltose wandert, so ist es immerhin von Wichtigkeit zu wissen, wie sich die Diffusion der Diastase durch eine Thonwand zu derjenigen der Maltose verhält. Da diese leicht vergährt, wurde der inneren sowie der äusseren Diffusionsflüssigkeit $^1/_2$ % Cuprisulfat zugesetzt. In der letzteren, deren Volum 243 ccm betrug, wurden nun 1,017 g Maltose gelöst. Die Thonzelle enthielt 184 ccm der Kupferlösung. Die Diffusion währte 4 Tage $3^1/_2$ Stunden. Unter diesen Bedingungen lieferten die beiden Versuchsflüssigkeiten 0,358 und 0,904 g CuO. Da 0,05 g Maltose = 6,75 ccm der verdünnten Fehling'schen Lösung oder = 0,011 . 6,75 g CuO entsprechen, so sind 24 %

Maltose — genauer 23,6 % — durch die Thonwand hindurchgegangen. Unter denselben Bedingungen diffundirten 0,923 g Diastase, in 243 ccm Wasser gelöst, gegen 184 ccm Wasser, welches nach Unterbrechung des Versuchs 0,131 g Diastase lieferte; mithin gingen 14 % hindurch. Es verhält sich demnach die Diffusionsfähigkeit der Maltose zu derjenigen der Diastase wie 24 : 14 oder wie 12 : 7.

Wenn auch die gefundenen Zahlen naturgemäss nur annähernd richtig sind, so geht doch soviel aus ihnen hervor, dass die Diastase zu denjenigen Körpern gehört, welche durch die Poren der Thonwand und selbstverständlich auch durch die viel gröberen des Pergamentpapiers zu diffundiren im Stande sind. Die untersuchten Stoffe bilden hinsichtlich ihrer Diffusionsfähigkeit folgende Reihe: Eiweiss, Dextrin, Gummi, Diastase, Maltose.

Diffusion der Diastase durch die Zellwand.

Um zu untersuchen, ob die Diastase Zellwand und Plasmaschlauch einer lebenden Zelle zu durchdringen vermag, kann man zwei Wege einschlagen: Man entzieht Zellen, welche Diastase enthalten, einen Theil ihres Zellwassers und prüft dasselbe auf seinen Diastasegehalt. Der Gegenversuch besteht darin, dass man Zellen, welche Stärke enthalten und Wasser energisch aufnehmen, in eine Diastaselösung bringt. Gehen die Diastasetheilchen durch die Wand hindurch, so greifen sie die Stärkekörner an; es müssen dann an denselben die bekannten Corrosionen entstehen, und ausserdem muss sich in Folge der Reaktion von Ferment auf Stärke Zucker nachweisen lassen.

Wir unterziehen zunächst die erstere Methode der Untersuchung: Man entzieht den Zellen einen Theil ihres Zellwassers und prüft dasselbe auf Diastase.

Als Objecte wurden erst die Zellen von ruhenden Kartoffelknollen gewählt, welche allerdings wenig Diastase enthalten, aber andererseits durch die Zartheit ihrer Wände ausgezeichnet sind. Da man häufig die Angabe findet, dass in ihnen gar keine Diastase zu finden ist, sei auf den Versuch etwas näher eingegangen:

Zu 150 ccm Glycerin wurden 245 g fein zerriebener Substanz von ruhenden Kartoffelknollen gesetzt. Die Mischung blieb 5 Tage

lang stehen. Darnach lieferten 25 ccm von diesem Auszug nach einer Einwirkung von 16 Stunden auf einprocentigen Stärkekleister, welcher dann mit Fehling'scher Lösung behandelt wurde, 0,066 g CuO, wogegen eine gleiche Menge ohne die Einwirkung 0,03 g CuO ergab. Derselbe Versuch wurde mit dem Unterschiede wiederholt, dass die Zellen ganz blieben. Die Kartoffelknollen wurden in Scheiben zerschnitten, welche gut abgespült wurden. In diesem Falle enthielt der Glycerinextract auch nicht eine Spur von Diastase. Dasselbe Resultat wurde bei einem andern Versuch erhalten, nachdem die Schnitte längere Zeit in Alkohol gelegen hatten und die Zellen somit abgetödtet waren.

Es zeigt sich also, dass eine geringe Menge Diastase selbst aus todten Zellen schwer hinausdiffundirt und der Nachweis hierfür nicht leicht zu führen ist. Für die weiteren Versuche wurden Zellen gewählt, die etwas mehr Diastase enthielten. Da die Kartoffelknollen längere Zeit zum Keimen nöthig haben, wurden die Samen von Phaseolus multiflorus verwendet. Dieselben befanden sich nach der Quellung vier Tage in feuchtem Sande. Darnach wurde von ihnen Samenschale und Keimknospe entfernt.

275 g von zu dünnen Scheiben zerschnittener und gut abgespülter Kotyledonen wurden zu 200 g concentrirtem Glycerin gesetzt. Nach 48 Stunden lieferten 20 ccm von diesem Extract weder Zucker noch Diastase, obgleich die Substanz etwa 5 ccm Wasser abgegeben hat. Die zerriebenen Kotyledonen liefern dagegen unter den gleichen Verhältnissen eine deutliche Menge von Diastase. Beim dritten Parallelversuch lagen die Schnitte sechs Tage in Alkohol, dann in Glycerin, in welchem sich nach 48 Stunden eine geringe Menge Diastase -- weniger als im zweiten Fall — nachweisen liess. Nach längerer Zeit nahm die Menge des Ferments in allen Extracten zu.

Nach dem ersten Versuch zu urteilen, scheint es, als ob der lebende Plasmaschlauch keine Diastase hindurchlässt. Dagegen kann man sagen, dass es immerhin noch fraglich ist, ob das vom Glycerin den Kotyledonen entzogene Wasser aus dem Innern der Zelle stammt, da es nur 1,8 % von der Substanz der Keimblätter ausmacht. Ausserdem ist, wie aus anderen Versuchen hervorgeht, das Ferment nach einer viertägigen Keimung der Samen noch nicht sehr reichlich entwickelt. Nur soviel ist in diesem Falle sicher, dass die Kraft, mit welcher das Glycerin das Wasser anzieht, vermindert um die-

jenige, mit der die Zelle dasselbe aufnimmt, noch nicht hinreicht, um die Diastasemicellen vollständig durch das Gewebe hindurchzutreiben.

Ganz andere Resultate werden erhalten, wenn man mit älteren Keimpflanzen operirt.

Die Kotyledonen von Keimpflanzen, welche nach der Quellung 14 Tage lang in feuchter Erde gekeimt hatten, wurden in nicht zu dünne Scheiben geschnitten und dann gut abgespült. Etwa 30 g davon blieben 24 Stunden in Wasser liegen. Dasselbe enthielt alsdann Diastase. Wendet man zum Extrahiren Lösungen von Glycerin in Wasser an, so tritt mehr Ferment aus. Hierbei zeigte sich, wie zu erwarten war, dass, wenn der Procentgehalt des Glycerins erhöht wird, auch die austretenden Mengen von Diastase zunehmen. Wird eine Glycerinlösung, welche mehrere Stunden auf die zerschnittenen Kotyledonen eingewirkt hat, während einer gleichen Zeitdauer durch Wasser ersetzt, so enthält dieses die Diastase in geringerer Quantität und unter Umständen sogar nur in Spuren.

So wirkte z. B. eine 5 procentige Glycerinlösung während 17 Stunden auf zerschnittene Kotyledonen ein, welche von 14 Tage alten Keimpflanzen genommen waren und die durch jene Einwirkung nur wenig von ihrer Turgescenz verloren hatten. Die Lösung enthielt nun Diastase in nicht unbeträchtlicher Menge. Die zerschnittenen Kotyledonen verblieben darauf während 24 Stunden in Wasser, und dieses enthielt darnach Diastase nur in Spuren.

Dieses Verhalten zeigt sich noch in folgendem Versuch: Von 16 Tage alten Keimpflanzen wurde je ein Keimblatt entfernt. Die abgenommenen Kotyledonen, welche ungefähr 30 g wogen und zu Scheiben zerschnitten worden waren, blieben 24 Stunden in einer 10 procentigen Glycerinlösung liegen. In derselben fand sich dann Diastase. Die übrigen Kotyledonen wurden nach ihrer Entnahme von den Keimpflanzen ebenso behandelt, nur lagen sie in Wasser, in welchem sich das Ferment gleichfalls, aber in geringerer Menge nachweisen liess.

Verbleiben darauf beide Partien Kotyledonen in Wasser, so liefern jene Keimblätter, die vorher in der Glycerinlösung lagen, weniger Diastase. Der Grund liegt darin, dass ihr Gewebe etwas Glycerin aufgenommen hatte, welches nun seine wasseranziehende Wirkung bethätigt; ausserdem saugt auch das Gewebe das ihm

entzogene Wasser wieder auf. Es resultirt ein nach innen gerichteter Wasserstrom, welcher auf den Austritt der Diastasetheilchen hemmend einwirkt.

An abgeschnittenen Theilen des Stengels zeigen sich, wenn auch nicht so deutlich, die gleichen Erscheinungen.

Jedenfalls ergeben die angeführten Versuche, dass aus Pflanzentheilen Diastase austreten kann, wenn diese in genügender Menge in den Zellen vorhanden ist. Sie lassen indessen einen Einwand zu: da die Kotyledonen, mit denen die Versuche angestellt sind, in Stücke zertheilt waren, so besteht ihr Gewebe aus Zellen, welche, wenn nicht todt, so doch im Absterben begriffen sind; das Protoplasma solcher Zellen lässt die löslichen Stoffe leicht austreten.

Nun ist bekannt, dass abgeschnittene, ganze Keimblätter, wenn sie feucht gehalten werden, am Lichte ergrünen und dass sie ferner an der Stelle, wo sie aufsassen, sich bewurzeln. Es war daher nöthig, die Versuche mit ganzen Keimblättern zu wiederholen.

Von 15 Keimpflanzen, welche, nachdem die Samen gequollen waren, 16 Tage in feuchtem Sande gewachsen waren, wurden die Kotyledonen entfernt. Diese wurden 24 Stunden lang in 300 ccm Wasser gelegt. Desgleichen wurden ebensolange die ihrer Keimblätter beraubten Pflanzen mit ihren Wundstellen unter Wasser gehalten. Aus diesen war nach der angegebenen Zeit keine Spur von Diastase und ebensowenig Zucker ausgetreten. Dagegen lieferten die Kotyledonen deutliche Mengen von Diastase aber keine Glycose.

Durch vielfältige Versuche zeigte es sich, dass, wenn abgeschnittene ganze Kotyledonen eine bestimmte Zeit in Wasser liegen, die Menge der austretenden Diastase mit dem Alter der Keimpflanze zunimmt.

Die Keimblätter von ganz jungen Pflanzen liefern also keine Diastase; mehr und mehr erhält man von denen älterer Pflanzen, und die sich entleerenden Keimblätter von noch weiter entwickelten Pflanzen geben am leichtesten das Ferment ab.

Werden die Kotyledonen statt in Wasser in Glycerinlösungen gelegt, so nimmt mit dem höheren Procentgehalt der letzteren an Glycerin auch die Menge der austretenden Diastase zu. In Begleitung der Diastase finden sich Spuren von Glycose, wenn die Kotyledonen absterben und inturgescent werden; dagegen lassen lebende Zellen keine Glycose austreten. Mitunter erhält man auch

ergab mit Fehling'scher Lösung 0,126 g CuO, also pro Stunde 0,01 g CuO.

Die Kotyledonen, die den Extract geliefert hatten, wurden zerquetscht und mit 100 ccm Wasser zerrieben, welches 50 % Glycerin enthielt. Die breiige Masse blieb drei Tage lang stehen und wurde dann abfiltrirt. Von dem Filtrat wurden 50 ccm eine Stunde lang zu 1procentigem Stärkekleister gesetzt und der gebildete Zucker mittelst Fehling'scher Lösung bestimmt: es wurden 0,625 g CuO erhalten. Die ganze Masse giebt demnach 1,250 g CuO pro Stunde.

Es sind daher $^4/_5$ % Diastase während der Diffusionsdauer von 24 Stunden aus den Kotyledonen ausgetreten.

Nach einem zweiten Versuch blieben zehn Kotyledonen von älteren Keimpflanzen 24 Stunden in 40 ccm Wasser, welches 15 % Glycerin enthielt. Darnach wurden 10 ccm entnommen und zu einer 1procentigen Stärkelösung gesetzt. Nach 18stündiger Einwirkung wurden 0,059 g CuO erhalten; demnach 40 ccm = 0,236 g CuO (in Wirklichkeit etwas weniger). Zucker wurde in der Versuchslösung nicht gefunden, von der abermals 10 ccm zu dieser Untersuchung verwendet wurden. Die übrige Versuchsflüssigkeit wurde noch 23 Stunden auf den Kotyledonen belassen; sie ergab dann nach sechsstündiger Einwirkung auf Stärkelösung 0,032 g CuO. Um den ganzen Betrag zu erhalten, welcher der 47stündigen Diffusionsdauer entspricht, würde noch dazu die entsprechende Menge der ersten 20 ccm hinzugerechnet werden = $^2/_3$. 0,059 g CuO. Im Ganzen erhielten wir aus der zweiten Diffusion = 0,071 g CuO.

Die Kotyledonen wurden nun zerquetscht und mit 20 ccm Wasser und 20 ccm Glycerin fein zerrieben. Nachdem die Mischung längere Zeit gestanden hatte, wurden davon 10 ccm zu Stärkelösung gebracht und ergaben nach $^1/_2$ Stunde 0,087 g CuO. Die ganze Mischung giebt also nach 18 Stunden 12,528 g CuO und nach 6 Stunden 4,176 g CuO.

Darnach stellt sich das Resultat folgendermassen: Nach 24stündiger Diffusionsdauer verhält sich die ausgetretene Diastase zu der Gesammtmenge der Diastase in den Kotyledonen wie 0,236 : 12,528; oder es traten 1,8 % Diastase aus.

Nach 47stündiger Diffusionsdauer ist das Verhältniss 0,071 : 4,176; oder es traten in diesem Falle 1,7 % Diastase aus.

Der Theorie nach hätte im zweiten Falle ein höherer Procentsatz gefunden werden müssen. Der Fehler ist dadurch entstanden, dass die erste Zahl 1,8 % wegen der Multiplikation ein wenig zu hoch ausgefallen ist; denn durch die doppelte Menge Diastase erhält man bekanntlich etwas weniger als die doppelte Menge CuO.

Ein anderer Fehler wird darin liegen, dass die Menge von CuO, welche die gesammte in den Kotyledonen vorhandene Diastase liefert, zu niedrig ausgefallen ist.

Nach einer anderen Bestimmung wurden zehn Kotyledonen von derselben Entwickelungsstufe in Glycerin zerrieben. Nachdem die Masse längere Zeit stehen geblieben war, wurde die Hälfte derselben zu Stärkelösung gesetzt, auf welche sie während einer Stunde einwirkte.

Nach diesen Daten wurden für die ganze Masse und auf 18 Stunden Einwirkung 22,304 g CuO erhalten. Wenn wir diese Zahl bei der Berechnung benutzen, erhalten wir statt 1,8 % immer noch 1 %. Dass die Gesammtmenge der Diastase in den Kotyledonen bei jeder neuen Bestimmung verschieden ausfallen muss, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung.

Es sei noch eine dritte Versuchsreihe erwähnt:

Zehn Kotyledonen von älteren Keimpflanzen, welche vor dem Versuch ein wenig trocken gehalten waren, wurden in Wasser gelegt. Nach 20 Stunden hatten sie sich voll gesaugt, so dass die Falten auf der Oberfläche fast ganz verschwunden waren. Nun wurde soviel Glycerin zugesetzt, dass ungefähr eine 15procentige Lösung entstand. Nach 4 Stunden wurde dieselbe abgehoben und zu Stärkelösung gebracht. Die Einwirkung dauerte 18 Stunden. Darnach wurden 0,343 g CuO erhalten.

Die Gesammtmenge der in den Kotyledonen befindlichen Diastase ergab für die gleiche Bedingung 22,411 g CuO. Nach diesen Angaben sind 1,5 % Diastase ausgetreten. Dieser letztere Versuch ist in einer Hinsicht dadurch interessant, dass im normalen Verlauf der Keimung ähnliche Verhältnisse vorkommen können. Bei eintretendem Wassermangel entzieht die Keimpflanze den Kotyledonen einen grossen Theil ihrer Zellsäfte. Der aus den Keimblättern sich herausbewegende Wasserstrom wird Substanzen aus den Zellen mit fortführen, unter denen sich auch sehr wahrscheinlich Diastase befindet. Der Wasserstrom wird solange anhalten, bis sich die saugenden Kräfte der

Keimpflanze (bewirkt durch die Verdunstung) und die der Kotyledonen das Gleichgewicht halten. Wird der Boden bewässert, so nehmen auch die Kotyledonen von der Wurzel her Wasser auf, und ihre Zellen werden wieder turgescent, wodurch die Runzeln auf der Oberfläche der Kotyledonen wieder verschwinden.

Die aus den obigen Versuchsreihen erhaltenen Zahlen: $^4/_5$ %, 1 % und 1,5 %, welche das Verhältniss der aus abgeschnittenen Kotyledonen herausdiffundirten Diastase zu der Gesammtmenge derselben angeben, sind selbstverständlich nur annäherungsweise richtig, da sich bei diesen Versuchen die Schwierigkeiten in jeder Beziehung häufen. Immerhin zeigen sie jedoch, dass das Verhältniss kein excessiv kleines ist, oder mit anderen Worten: Die aus den Kotyledonen herausdiffundirte Diastase ist im Verhältniss zu der Gesammtmenge nicht verschwindend klein.

Noch besser als wie in den letzteren Versuchen wird der Austritt von Diastase aus den Kotyledonen auf folgende Weise nachgewiesen: Es werden in Wasserkultur drei annähernd gleiche Keimpflanzen von Phaseolus gross gezogen und zwar so lange, bis die Stengelknospe ihre ersten Blätter zu entfalten beginnt. Bei einer von diesen Keimpflanzen wird oberhalb und unterhalb der Insertion der Kotyledonen der Stengel quer durchschnitten, so dass wir also ein Stengelstück von 2 cm Länge erhalten, an welchem sich die beiden Kotyledonen befinden. Eine zweite Keimpflanze wird genau in derselben Weise behandelt, aber ausserdem werden noch die beiden Keimblätter entfernt. Jedes der beiden so erhaltenen Stengelstücke wird für sich allein in etwa 50 ccm eines 1 procentigen Stärkekleisters gelegt. Als dritter Parallelversuch wird eine ganze Keimpflanze ebenfalls für sich allein in Stärkekleister gestellt, so dass die Wurzeln und die Kotyledonen vollständig untertauchen. Die drei Versuchsobjecte bleiben 48 Stunden in dem Stärkekleister liegen, welcher danach auf Zucker untersucht wird. Man erhält mit Fehling'scher Lösung nur in der Flüssigkeit einen Niederschlag, in welcher das Stengelstück mit den beiden Kotyledonen lag. Eine Spur von Kupferoxydul giebt auch der Stärkekleister, in welchem sich das Stengelstück befand, von welchem die Keimblätter entfernt worden waren. Dagegen bleibt die dritte Versuchsflüssigkeit, welche die ganze Keimpflanze enthielt, völlig klar. Durch Controlversuche kann man sich überzeugen, dass der Niederschlag nicht etwa von

ausgetretener Glycose herrührt, indem man während derselben Zeitdauer ähnliche Stengelstücke in reines Wasser legt und dieses mit Fehling'scher Lösung untersucht.

Aus diesem Versuch lässt sich mit genügender Sicherheit schliessen, dass Diastase aus den Kotyledonen durch das Stengelstück in die Flüssigkeit übergegangen ist. In dieser ist dann sogleich die Umsetzung von Stärke in Glycose erfolgt, wie dies die Fehling'sche Lösung anzeigte.

Derselbe Versuch ist mit jungen Maiskeimpflanzen wiederholt worden. Der Erfolg war der gleiche: die Diastase trat aus demjenigen Stengelstück aus, welches das Keimblatt besass.

Bei allen diesen Versuchen ist es nöthig, nur mit solchen Keimpflanzen zu operiren, welche in Wasserkultur aufgezogen sind, da man andernfalls, besonders bei Monokotyledonen, leicht Verletzungen herbeiführen kann.

In allen den bisher angeführten Fällen handelte es sich darum, die Diastase mittelst Eingriffe in den pflanzlichen Organismus aus den Zellen herauszutreiben. Viel leichter als wie aus den parenchymatischen Zellen der Kotyledonen von Phaseolus kann man die Diastase aus den Epithelzellen des Scutellums der Gramineen heraustreten lassen. Es ist zuerst von van Thieghem der Austritt von Diastase aus dem Schildchen eingehender untersucht worden. Aus der Erscheinung, dass Stärkekörnchen corrodirt wurden, welche mit der Oberfläche eines Scutellums in Berührung gebracht worden waren, schloss er, dass Diastase abgeschieden wird, welche dann in das Endosperm eindringt und dort die Stärke in Glycose umsetzt. Später wurde dieser Gegenstand noch von Brown[1]) und Morris untersucht, welche die Ansicht von van Thieghem noch weiter stützten. Es wurden von ihnen die vom Endosperm losgelösten Schildchen in Wasser gelegt, welches dann nach einiger Zeit Stärkekleister in Zucker umsetzte und sich also als fermenthaltig erwies. Ein ähnlicher Versuch mit gleichem Erfolge ist von mir ohne Kenntniss der angegebenen Schrift bereits erwähnt worden[2]). Von Brown und Morris wurde in ihrer Abhandlung ferner nachgewiesen, dass die

1) Brown und Morris, Researches of the germination of some of the Gramineae, 1890.

2) J. Grüss, Ueber den Eintritt von Diastase in das Endosperm. Berichte der D. Bot. Gesellschaft Bd. XI, 1893.

Epithelschicht des Schildchens die Diastase bereitet und absondert. Der Versuch wurde folgendermassen ausgeführt: Von Gerstenkeimlingen wurden die Endosperme entfernt und dann mit den Schildchen auf Gelatine gelegt, in der sich Stärkekörnchen eingebettet befanden (sogenannte Stärkegelatine). Nach einiger Zeit fanden sich diese letzteren corrodirt. Wird nun von den Schildchen die Epithelschicht abpräparirt, so verlieren sie die Fähigkeit, Diastase abzuscheiden. Die Corrosionserscheinungen treten unter diesen Verhältnissen nicht mehr ein. Derselbe Unterschied wurde auch beobachtet, als die Keimlinge auf steifen Stärkekleister gesetzt wurden, in welchen diejenigen einsanken, die noch die Epithelschicht besassen.

Es sind von mir ähnliche Versuche ausgeführt worden: Junge Keimpflanzen (von Zea Mais), deren Endosperme abgelöst worden waren, wurden einentheils mit, anderntheils ohne die Epithelschicht am Schildchen in eine 1procentige Stärkelösung gesetzt. Es zeigte sich nach einiger Zeit, dass beide Theile — sowohl die Pflanzen mit unverletztem Schildchen, als auch diejenigen, von deren Schildchen die Epithelschicht entfernt worden war — Diastase ausgeschieden hatten. Erneuert man aber die Stärkelösung mehrere Male, so ist zu bemerken, dass die verletzten Schildchen alsbald kein Ferment mehr ausscheiden, wogegen die unverletzten mit der Absonderung fortfahren. Im ersteren Falle ist die Diastase aus dem inneren Gewebe herausgetreten, und als ein Gleichgewichtszustand sich einstellte, hörte die Diffusion allmählich auf. Dagegen fuhr die Epithelschicht der unverletzten Schildchen fort, die Diastase zu erzeugen und abzusondern.

Der Nachweis, dass die Kotyledonen von Mirabilis Jalapa Diastase in normaler Weise austreten lassen, ist von van Thieghem in der Weise geliefert worden, dass er das Endosperm herausnahm und durch einen Brei von Buchweizen oder Kartoffelstärke ersetzte. Die Stärkekörnchen zeigten dann da, wo sie mit der Oberhaut der Kotyledonen in Berührung standen, die bekannten Corrosionen.

Dieser Versuch ist von mir mit etwas anderer Anordnung wiederholt worden: Das Endosperm wurde aus den umhüllenden Kotyledonen herausgenommen und diese dann gut abgespült. Danach wurden sie in einen 1procentigen Stärkekleister gebracht und darin eine Zeit lang liegen gelassen. Die Fehling'sche Lösung zeigte an, dass ein Theil der Stärke in Glycose umgesetzt war. Dass

dabei kein Zucker ausgeschieden wurde, wurde durch Controlversuch festgestellt.

Vergleichen wir die keimenden Samen von Mirabilis Jalapa und von Phaseolus, so sehen wir, dass bei ersterer eine Differenzirung der Gewebsformen vorliegt. Die Zellen der Kotyledonen sind als Drüsen zu betrachten, die ihr Secret an das von ihnen umschlossene Endosperm abgeben. Bei Phaseolus sondert das Plasma der Zellen der Kotyledonen gewissermassen nach innen hin in die Vacuolen Diastase ab, und sobald nun die Stärkekörnchen umgewandelt sind, befindet sich das Plasma in einem Zustande, in welchem es für Diastase durchlässig ist. Da aus den Kotyledonen Eiweissstoffe auswandern, so wird dies auch für die Diastase gelten, welcher die Eigenschaft der Diffusionsfähigkeit zukommt. Dass nun die Diastase in grösserer Menge erzeugt wird, als nöthig ist, um die vorhandene Stärke in Zucker überzuführen, geht schon daraus hervor, dass der Fermentgehalt nach dem Verschwinden der Stärke keineswegs ebenfalls verschwunden ist. Von vereinzelten, hin und wieder in den entleerten Zellen vorkommenden Stärkekörnchen kann man dabei wohl absehen.

Eine Diastaseabscheidung lässt sich leicht an den Schildchen der Samenkörner von Canna nachweisen. Durch Zerschlagen des Perisperms erhält man den Keimling mit dem daran sitzenden zapfenartigen Schildchen, welchen man in eine 1procentige Stärkelösung bringt. Nachdem derselbe aufgequollen ist, sondert er alsbald Diastase ab, welche die Stärke sogleich in Glycose umsetzt, wie man dies mittelst Fehling'scher Lösung erkennen kann.

Dagegen unterbleibt stets die Umsetzung, wenn man Keimlinge von Phaseolus für diesen Versuch verwendet. In keinem Entwickelungszustande geben dieselben unter diesen Umständen Diastase ab — sei es, dass man die plumula der trockenen Samenkörner verwendet, sei es, dass man dieselbe von jungen Keimpflanzen entnimmt. Dieses letztere Verhalten kommt daher, dass die plumula auch im normalen Zustande keine Diastase ausscheidet, sondern vielmehr mit den Nahrungsstoffen auch das Ferment aus den Kotyledonen aufnimmt.

Die vorstehenden Untersuchungen ergeben folgendes Resultat: Es ist möglich, aus lebenden, Diastase enthaltenden Zellen dieses Ferment durch Diffusionsvorgänge zu gewinnen, und zwar ohne die Zellen zu zertrümmern.

In den ersten Keimungsstadien lässt der Plasmaschlauch der parenchymatischen Zellen in den Kotyledonen von Phaseolus weder Diastase noch Glycose heraus, wenn die Zellen in Wasser gelegt werden. Erst in den späteren Entwickelungsstadien, wenn die Stärke zum grössten Theil verschwunden ist, hat sich der Plasmaschlauch derartig verändert, dass er Diastase hindurchtreten lässt.

Es ist ferner wahrscheinlich, dass auch im normalen Keimungsverlauf, und zwar gegen Ende desselben, die Diastase aus den sich mehr und mehr entleerenden Zellen der Kotyledonen auswandert. Sie nimmt dabei ihren Weg durch die Zellhäute.

Bei den Gramineen vermag die Epithelschicht des Schildchens schon in den ersten Keimungsstadien Diastase abzusondern und behält auch dieses Abscheidungsvermögen während des ganzen Verlaufs der Keimung bei.

Verschiedene Forscher sind der Ansicht, dass nur diese Diastase, die vom Schildchen abgesondert wird, die Reservestärke umsetzt, wogegen nach Pfeffer die normale Entleerung des Endosperms „an den Consum von Zucker in der Keimpflanze geknüpft ist“ [1]).

Durch den Nachweis, dass in den Endospermzellen die Stärkekörner gelöst wurden, wenn durch einen Gypspfropf, der an Stelle des Schildchens gesetzt wurde, die Glycose abgeleitet wurde, kann noch nicht geschlossen werden, dass die Lösung der Stärke ohne Diastase erfolgt; denn die Endospermzellen enthalten schon vor Beginn der Keimung etwas Diastase, welche nicht vom Schildchen herrührt und welche bei der erwähnten Ableitung der Glycose energischer wirken kann.

Wir verfolgen nun eine andere Versuchsreihe, welche darin besteht, dass man die Diastase in die Zelle eintreten lässt. Hierzu eignen sich die Zellen aus dem Gewebe der Kotyledonen und des Endosperms trockner Samen. Diese Zellen saugen begierig Wasser auf, und es ist zu vermuthen, dass die Diastasemicellen mit diesem Wasserstrom in das Innere der Zellen mitgeführt werden. Dort werden sie auf Stärkekörner einwirken, welche alsdann die bekannten Corrosionen zeigen müssen; ferner muss sich in Folge der Umsetzung

1) Pfeffer, Ueber die Ursache der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Ber. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wissenschaften, 1893.

Glycose bilden. Dieser Versuch ist von Krabbe[1]) gemacht worden: Er fand, dass solche Corrosionen niemals eintreten.

Es ist dieser Versuch mit gewissen Schwierigkeiten verknüpft, auf welche man zu achten hat. Wie wir gezeigt haben, diffundirt die Diastase durch die Wand einer Thonzelle, welche dabei die Eiweissstoffe zurückhält. Daher ist es erklärlich, dass bei längerer Dauer die Diffusion immer schwieriger von Statten geht. Gebrauchte Thonzellen lassen schliesslich keine Diastase mehr hindurch, weil die Eiweisskörper die Poren verstopfen. Dieser Uebelstand macht sich besonders bemerkbar, wenn man mit rohen Malzextracten operirt, welche viel Eiweiss enthalten. Man erhält erst gute Resultate, wenn dieser Körper nach bekannten Methoden aus der Fermentlösung entfernt ist.

Werden trockene, ungekeimte Samenkörner in eine Diastaselösung gebracht, so haben die Diastasemicellen bedeutend feinere Poren zu passiren, als wie dies bei der Thonwand der Fall ist. Sind nun noch Eiweisskörper in der Flüssigkeit, so liegt die Gefahr sehr nahe, dass diese die an und für sich schon feinen Wasserwege der Zellwände verstopfen und dann den Durchgang der Diastasemicellen ganz hindern.

Noch ein anderer Umstand kommt hinzu: Bekanntlich hat die Samenschale die Eigenschaft, Fremdkörper zurückzuhalten. So bleiben z. B. Farbstoffmolecüle zum grössten Theil zurück, so dass schliesslich eine fast ungefärbte Lösung durch die Epidermis der Kotyledonen hindurchgeht.

Mit Berücksichtigung dieser Erwägungen wurde der Versuch in folgender Weise angestellt: Von sechs Maiskörnern des weissen Pferdezahnmais wurden vorsichtig die Samenhüllen sowie die Keimknospen entfernt, so dass also das Endosperm noch vollständig vom Schildchen und von der Aleuronschicht umgeben war. Die so zubereiteten Körner lagen sechs Tage bei einer durchschnittlichen Temperatur von 3—5° C. in einer Diastaselösung. Dieselbe erwies sich bei der Prüfung mit den geeigneten Reagentien als frei von Zucker und enthielt nur noch Spuren von Eiweiss. Während der angegebenen Zeit wurde die Diastaselösung einmal, und zwar nach drei Tagen erneuert. Danach wurden beide Lösungen zusammen auf Zucker

---

1) Untersuchung über das Diastaseferment. Wissenschaftl. Jahrbücher, Bd. XXI.

untersucht. Mit Fehling'scher Lösung behandelt, lieferten sie 0,145 g CuO oder 0,1 g Maltose. Die Körner wurden über Schwefelsäure getrocknet, dann zerrieben und mit etwas Kalilauge aufgekocht. Dieses Decoct wurde ebenfalls mit Fehling'scher Lösung behandelt und ergab auch noch einen, wenn auch nicht sehr bedeutenden Niederschlag von Cu_2O, welcher nicht weiter bestimmt wurde.

Der Parallelversuch wurde derartig angestellt, dass sechs Maiskörner, welche ein nahezu gleiches Gewicht wie die vorigen hatten, in Wasser gelegt wurden.

Dieses wurde in gleicher Weise einmal erneuert und dann auf Zucker geprüft. Es zeigte sich, dass diese Maiskörner nur Spuren von Glycose abgegeben hatten, die zu bestimmen es sich nicht lohnte. In den zerriebenen Körnern konnte auch nicht eine Spur von Zucker aufgefunden werden.

Da diese Resultate den Schluss gestatten, dass die Diastase in die stärkehaltigen Zellen des Endosperms eingedrungen ist und hier die Saccharification bewirkt hat, so wurde auch versucht, die Frage auf mikrochemischem und mikroskopischem Wege zu lösen.

Es wurden dünne Schnitte hergestellt aus dem Endosperm von solchen Maiskörnern, die längere Zeit in Diastaselösung und von solchen, die ebenso lange in Wasser gelegen hatten. Nachdem dieselben mit Cuprisulfatlösung durchtränkt waren, wurden sie in heisse Kalilauge gelegt. Der Theorie nach müsste sich in den Schnitten der mit Diastaselösung behandelten Körnern eine stärkere Zuckerreaction geltend machen als in denjenigen, die sich nur in Wasser befanden. In sämmtlichen Schnitten trat beim Erwärmen in der Kalilauge ein Farbenwechsel aus Blau in eine schwach röthliche Nuance ein, und es schien auch so, als ob dieselbe eine intensivere bei den Schnitten war, in deren Gewebe die Diastase gewirkt hatte. Unter dem Mikroskop zeigte es sich, dass die Zellhäute besonders unterhalb der Aleuronschicht schwach röthlichbraun gefärbt waren. Nach dem Innern des Endosperms hin nahm diese Färbung ab. Sehr störend wirken bei dieser Reaction die in den Zellen vorhandenen Eiweissstoffe, die sich bläulich violett färben. Auch in den Schnitten von Maiskörnern, die nur in Wasser gelegen hatten, traten diese Erscheinungen ein, und es ist nicht möglich, hierbei quantitative Unterschiede festzustellen, besonders da das Kupferoxydul nur selten in Körnchen auftritt.

Diese Methode ist hiernach nicht anwendbar, da der Zucker, wie auch schon die vorigen Untersuchungen zeigen, in den Zellen nicht angehäuft wird, sondern bald nach seiner Entstehung hinausdiffundirt. Die Methode eignet sich nur, wenn sich im Gewebe grössere Mengen von Glycose vorfinden.

Bessere Resultate wurden auf einem dritten Untersuchungswege erhalten: nämlich bei der Prüfung auf Corrosionen. Ist die Diastase in die Zellen gelangt, so muss sie die in denselben angehäuften Stärkekörner angreifen; an diesen müssen sich die bekannten Corrosionen zeigen. Bei dieser Untersuchung gehen wir von folgenden Erwägungen aus. Trotzdem bei der starken osmotischen Saugung der Endospermzellen die Diastasemicellen mit einer gewissen Kraft in das Gewebe getrieben werden, so ist vermuthlich auch in den Wasserwegen der Widerstand in Folge der Reibung ein hoher. Es ist wahrscheinlich, dass in das Innere des Endosperms eine immer verdünntere Diastaselösung hineingelangt. Die verhältnissmässig wenigen Diastasemicellen corrodiren, sobald sie in die Zellräume eintreten, die den Membranen zunächst gelegenen Stärkekörner und erst nach und nach werden weitere Schichten ergriffen. Die Anfangsstadien der Corrosion werden sich schwer verfolgen lassen. Der ganze Vorgang wird eine längere Zeit beanspruchen; es wurde daher folgendermassen verfahren:

Von mehreren Maiskörnern (des weissen Pferdezahnmais) wurden die Samenschalen sowie das Schildchen entfernt, und dann ein Theil der so zubereiteten Samen in eine gereinigte Diastaselösung, ein anderer Theil zur Controle in Wasser gelegt. Die Flüssigkeiten wurden mitunter erneuert und bei einer möglichst niedrigen Temperatur gehalten. Innerhalb der ersten Woche machten sich kaum Veränderungen bemerkbar, dann erst zeigten sich in den Endospermzellen der mit Diastaselösung behandelten Körner hin und wieder angefressene Stärkekörnchen. Mit der Zeit mehrten sich dieselben, und nach drei Wochen enthielten besonders die Endospermzellen, welche sich zwischen der gewölbten Seite des Schildchens und der Aleuronschicht befanden, fast nur corrodirte Stärkekörner. Die entsprechenden Schnitte der nur in Wasser gewesenen Maiskörner zeigen in den Endospermzellen vollständig intacte Stärkekörner, welche pflastersteinartig dicht nebeneinander liegen, während sich jene in ihrem Verbande mehr gelockert und auch mehr abgerundet haben.

Nach diesen Untersuchungen besteht wohl kaum noch ein Zweifel darüber, dass das Diastaseferment durch die Membranen der Zellen hindurchzudringen vermag.

Dieses Resultat steht mit demjenigen in Widerspruch, welches Krabbe in seiner Arbeit angiebt. Er fand, dass Endosperme selbst nach monatelanger Zeit in den geschlossenen Zellen nicht die geringsten Spuren von Stärkeauflösung zeigen. Dieses abweichende Ergebniss rührt wahrscheinlich davon her, dass die Endosperme noch ihre Samenschale besassen und dass mit rohen Malzauszügen operirt wurde, welche viele Eiweissstoffe enthalten. Es ist nöthig, dass man diese entfernt, weil sonst die Gefahr vorliegt, dass die Poren der Membranen verstopft werden.

Ueber die Diffusion der Diastase in Gelatine liegen Versuche vor von Brown und Morris:[1]) in eine 3procentige Gelatinelösung wurde Buchweizenstärke gegeben und diese Mischung eingetrocknet. Zu einer anderen 6procentigen Gelatinelösung wurde Malzextract gesetzt und das noch halb flüssige Gemisch auf die Stärkegelatineplatten aufgegossen. Auf diese Weise konnte die Diastase aus der oberen Gelatinemasse in die untere eindringen und dort die Buchweizenstärke corrodiren. Die Verfasser fanden, dass die Diastase nach 22 Stunden 3 mm in die Gelatineplatte eingedrungen war oder durchschnittlich 0,136 mm in der Stunde.

Die erwähnten Forscher geben in einer anderen Schrift[2]) an, dass sich in den Keimpflanzen der Getreidearten drei verschiedene Enzyme nachweisen lassen. Zunächst findet sich ein Ferment, welches „Secretionsdiastase" genannt wird, weil dieselbe hauptsächlich von der Epithelschicht des Scutellums abgesondert wird, sie vermag in erster Linie Stärkekörner zu corrodiren und steifen Stärkekleister flüssig zu machen. Eine zweite Art von Diastase, welche Translocationsdiastase genannt wird, findet sich in der Keimwurzel, der Plumula und in Endosperm der ruhenden Samen, sie ist unfähig, steifen Stärkekleister zu verflüssigen und Stärkekörner zu corrodiren; dagegen verwandelt sie Stärke, wenn diese in sogenannter löslicher Form dargeboten wird, in Maltose. In dem pflanzlichen Gewebe dient sie zur Lösung der transitorischen Stärke. Schliesslich sondert

1) The Chemistry and Physiology of Foliage Leaves. Journal of the Chemical Society, 1893.

2) The Germination of some of the Gramineae. Ebendaselbst, 1892.

noch die Epithelschicht des Scutellums ein Enzym ab, welches die Zellwände auflösen kann aber auch auf Stärke einzuwirken vermag.

Bevor ich auf die specifischen Eigenschaften dieser drei Diastasearten näher eingehe, muss ich allerdings zugeben, dass ich den Standpunkt von Brown und Morris in einer Hinsicht theile. Die in der Keimpflanze vorhandene Diastase ist wahrscheinlich kein einheitlicher chemischer Körper, sondern ein Gemenge von solchen. Indessen ist nach dem jetzigen Standpunkt der Diastaseforschung die Reindarstellung auch nicht von einer einzigen Art gelungen. Es wäre also verfrüht, mit voller Sicherheit von den specifischen Eigenschaften verschiedener Diastasen reden zu wollen. Was zunächst die Secretions- und die Translocationsdiastase betrifft, so geben die Verfasser leider nicht näher an, wie sich nachweisen lässt, dass die erstere Diastase fähig ist, Stärkekleister mit grosser Schnelligkeit zu verflüssigen, wogegen die letztere unfähig ist, auf Stärkekleister einzuwirken. Die Voraussetzung hierbei ist die, dass die angewandten Diastasemengen hinsichtlich ihrer Einwirkung auf lösliche Stärke gleich sind. Wie aus der citirten Schrift: The germination of some of the Gramineae Kp. 17 hervorgeht, gingen die Verfasser vermuthlich in folgender Weise vor: es wurde ein Diastaseauszug aus mehreren Schildchen und ein solcher aus mehreren Plumulae und Würzelchen bereitet. Von jedem der Auszüge wurde ein gleiches Quantum zu sogenannter löslicher Stärke gesetzt, wodurch die betreffenden CuO-Mengen erhalten wurden. Darnach wurde der Auszug der Secretionsdiastase so lange verdünnt, bis nach wiederholten Versuchen die CuO-Mengen gleich waren. Alsdann wirkte der letztgenannte Auszug noch auf Stärkekleister; der Auszug der Translocationsdiastase dagegen vermochte denselben nicht zu verflüssigen, und auch Stärkekörner nicht zu corrodiren. Man kann hier zunächst den Einwand machen, dass die angewandten Auszüge nicht rein waren und vielleicht Körper enthielten, die das Resultat beeinflussten. Doch abgesehen hiervon bleibt noch die Frage offen, ob nicht die Translocationsdiastase, wenn diese in starker Concentration angewandt wird, Stärkekleister zu verflüssigen oder Stärkekörner zu corrodiren vermag. Auch hinsichtlich der Temperatur ist diese Frage zu stellen; denn wie aus den Versuchen von Lindtner und Eckhardt[1]) hervor-

---

1) Zeitschrift für das gesammte Brauwesen, 1889.

geht, liegt das Optimum von Malzdiastase zwischen 50° und 55°, das Optimum von Diastase der gekeimten Gerste zwischen 45° und 50°. Nach Brown und Morris kann eine Diastase, welche Stärkekleister zu verflüssigen vermag, auch Stärkekörner corrodiren und umgekehrt. Dieser Satz gilt auch negativ, also: eine Diastase, welche Stärkekleister nicht verflüssigt, kann auch nicht Stärkekörner corrodiren. Nun zeigen die Verfasser, dass sich in dem Endosperm der ruhenden Getreidesamen Translocationsdiastase vorfindet, die also nicht von der Epithelschicht des Schildchens herrührt, ferner betrachten sie dieses Endosperm „as a storehouse of dead reserve material; no residue of vitality being recognisable in its cells". Die in diesen Zellen vorhandene Translocationsdiastase „can neither liquefy starch-paste nor erode the starch-granule." Gegen eine dieser Behauptungen spricht der von Pfeffer[1]) angestellte Versuch: Aus ruhenden Samenkörnern wurden die Schildchen entfernt und durch Gypspfropfen ersetzt. Durch diese wurden, nachdem die Körner angefeuchtet worden waren, die Entstehungsproducte fortgeleitet. Es zeigte sich, dass nach einiger Zeit die in den Zellen enthaltenen Stärkekörner corrodirt waren.

Darnach kann man schliessen, dass unter gewissen Umständen auch die Translocationsdiastase Stärkekörner anzugreifen und nach obigem Satz auch Stärkekleister zu verflüssigen vermag. Nach alldem zu urtheilen, liegt die Wahrscheinlichkeit vor, dass die beiden Diastasen nur gradweise verschieden sind; sie mögen sich etwa in ihren Eigenschaften zu einander verhalten wie zwei Alkohole derselben Reihe, etwa wie Propylalkohol und Isopropylalkohol. Jedenfalls ist die Behauptung noch nicht sicher gestellt, dass die beiden Diastasen in ihren Eigenschaften gänzlich von einander abweichen.

Was nun die dritte Diastaseart, die zellwandlösende, anbetrifft, so leiten die Verfasser ihre Existenz aus gewissen Lösungserscheinungen ab. Sie beobachteten, dass im Beginn der Keimung in denjenigen Zellen, welche dem Scutellum zunächst liegen, eine Lösung der Zellwände eintritt. Nachdem dieselbe erfolgt ist, werden die Stärkekörner corrodirt. Sie liessen die vom Schildchen abgesonderte Diastase auf andere Cellulosemembranen einwirken und erhielten

---

1) S. math.-physik. Klasse d. Königl. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften zu Leipzig, Juli 1893.

ähnliche Lösungserscheinungen. Wie angegeben wird, löst sich die Zellwand gewöhnlich nicht gleichmässig: es bleiben immer noch Stellen, welche der Einwirkung grösseren Widerstand entgegensetzen. Für dieses Verhalten wird als Grund eine besondere Diastaseart angenommen, welche sowohl die Zellwand als auch Stärkekörner aufzulösen vermag. „That these changes are due to the presence of a soluble ferment or enzyme in the malt-extract is proved by the fact that previous heating of the extract totally and permanently destroys its activity as a cellulose-dissolving agent." Darin also, dass durch vorsichtiges Erhitzen der Malzextract die Eigenschaft verliert, Zellmembranen aufzulösen, sehen die Verfasser einen Beweis für die Existenz eines besonderen Ferments. Nun weiss jeder, dass, wenn Malzextract erwärmt wird, Eiweissstoffe niederfallen, wodurch schon eine Schwächung des Ferments eintritt. Man könnte also auch in diesem Falle sagen, dass die Diastase nicht auf Cellulosemembranen einwirkt, weil sie in ihrer Concentration verändert worden ist. Der Beweis ist jedenfalls nicht völlig überzeugend.

Um den Einfluss der Diastase auf Cellulosemembranen näher zu untersuchen, brachte ich in concentrirte Diastaselösungen mehrere verschiedenartige Versuchsobjecte, deren Zellen mit Stärkekörnern angefüllt waren. Da dieselben eine Woche hindurch der Einwirkung des Ferments ausgesetzt blieben, war als Antisepticum ein wenig Chloroform beigegeben worden.

Die Untersuchungsobjecte waren folgende: die Endosperme vom Mais, Reis, Canna indica, Calla aethiopica und der Dattel, Stücke der Kotyledonen von Phaseolus und schliesslich Stengelstücke von einjährigen Zweigen der Platane. Was das Endosperm des Mais betrifft, so konnte man auf dem Querschnitt schon makroskopisch erkennen, dass die Diastase eingedrungen war: es zeigte sich eine hellere Randzone, von welcher mikroskopische Schnitte gemacht wurden. Deutlich liess sich die Grenze beobachten, bis zu welcher das Ferment seine Wirkung ausgeübt hat. Taf. XIX, Fig. 3, stellt einige Zellen dieser Grenzzone dar. Die Diastase ist von rechts oben in die mittlere Zelle eingedrungen und hat in ihr sämmtliche Stärkekörner corrodirt; in der rechts davon liegenden Zelle sind die Stärkekörner nur zum Theil angegriffen. Die Membranen dieser Zellen erwiesen sich als unverletzt. Dagegen traten bei denjenigen Zellen, welche die Aussenlage des Endosperms bildeten, also mit der Flüssig-

keit in Contact standen, Lösungserscheinungen der Zellwände ein. Besonders leicht schwanden die Zellhäute derjenigen Zellen, welche vorher dem Schildchen gegenüber lagen. Diese bilden die weisslichen, leicht zerreibbaren Massen des Endosperms der ruhenden Samen; der harte, hornartige Theil leistet der auflösenden Einwirkung grösseren Widerstand. Vor der Auflösung quellen die Zellhäute ein wenig auf und schwinden dann allmählich. Einige Ueberbleibsel zeigen gewöhnlich noch die Stelle an, wo sich die Zellwand befand. Nach innen hin sind die Membranen unversehrt, obwohl die Zellen fast nur corrodirte Stärkekörner enthalten. Dass diese Veränderungen nicht durch die Eigenthätigkeit der Zellen hervorgebracht werden, geht schon aus der ganzen Art und Weise der Erscheinung hervor; eine solche ist ausserdem durch die Gegenwart des Chloroforms ausgeschlossen.

Bei der Keimung der Maiskörner zeigen sich in der Nähe des Schildchens ähnliche Lösungserscheinungen; ausserdem entstehen im Endospermgewebe Spalten, welche wahrscheinlich durch eine unregelmässige Ausdehnung der Stärkekörner in Folge von Wasseraufnahme und dadurch, dass die Epithelzellen in das Endosperm hineinwachsen, hervorgerufen werden. Diese Risse gehen meist von den Lücken aus, wo die Zellwände gelöst sind. Sie füllen sich mit Wasser, in welches von Seiten der Endospermzellen Maltose und von Seiten des Schildchens Diastase hineindiffundirt. Letztere kann dann weiter in das Endosperm eindringen, während die Maltose durch die Epithelzellen abgeführt wird.

Was die Endosperme der in unsere Versuchslösung gebrachten Reiskörner anbetrifft, so zeigte sich, dass dieselben schon beim Herausnehmen leicht zerfielen. Ihre Zellhäute erwiesen sich als zum grössten Theil aufgelöst. In diesem Falle geht wegen der leichten Löslichkeit die Auflösung der Membran wahrscheinlich den Corrosionen der Stärkekörner vorauf. Bei keinem andern Versuchsobject wurde eine so geringe Widerstandsfähigkeit der Cellulosewände gegen die Einwirkung der Diastase gefunden.

Dagegen wurden die Zellwände der Perispermzellen von Canna indica wenigstens bei diesem Versuch garnicht gelöst. Ob mit einer noch stärkeren Diastaselösung und bei längerer Dauer der Einwirkung eine Veränderung erzielt wird, will ich dahingestellt lassen. Schon makroskopisch konnte man erkennen, wie weit das Ferment in das in

Stücke zerschlagene Perisperm eingedrungen war. Taf. XIX, Fig. 1, stellt einen Querschnitt durch die in Folge der Einwirkung erkennbare Zone dar. Die Diastase ist von rechts her in die Zellen eingedrungen. Die äussersten derselben haben sich vollständig entleert; in ihnen ist nur ein protoplasmatisches Gerüst übriggeblieben, in dessen Lücken die Stärkekörner aufgespeichert waren. In der folgenden Schicht finden sich noch einige Ueberreste, und erst in den Zellreihen auf der linken Seite werden die Stärkekörner corrodirt. In normalem Zustande sind dieselben länglich elliptisch und etwas gekrümmt. Die Diastase dringt gewöhnlich an dem einen Pol ein und frisst in das Innere einen axilen Canal, der am andern Pol des Kornes blind endigt. Ausserdem finden sich zerstreut ein wenig grössere Körner, welche wie gequollen erscheinen und die von der Seite angegriffen sind. Schliesslich fanden sich auch solche, die ganz von aussen abgeschmolzen zu sein schienen. Der Abschmelzungsprocess tritt, wenn der axile Canal ausgebildet wird, an der Oeffnung desselben ein; doch kann das Korn auch zerfallen, bevor er sein Ende erreicht. Neben den Zellen sind die verschiedenartig corrodirten Stärkekörner in stärkerer Vergrösserung dargestellt. In Taf. XIX, Fig. 2, sind Perispermzellen von solchen Stücken abgebildet, die sich ebensolange in Wasser befanden; letzteres wurde häufig erneuert. Diese Zellen führen fast nur unverletzte Stärkekörner; hin und wieder kommen allerdings auch einige vor, welche corrodirt sind, doch ist dies verhältnissmässig selten.

Schon Brown und Morris fiel es auf, dass bei der Einwirkung der Diastase auf Cellulosemembranen nicht alle Stellen gleichmässig aufgelöst werden. Sie schrieben die lokale Widerstandsfähigkeit einer leichten Verholzung zu, einer Einlagerung von Lignin, welches jene Stellen widerstandsfähiger machen sollte.

Es wurden daher von mir, um diese Vermuthung zu begründen, die durch die Diastase entleerten Zellen mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt: es zeigte sich jedoch keine Spur von Rothfärbung, obwohl danebenliegende Holzzellen sehr leicht diese Reaction gaben. Die Perispermzellen bräunten sich etwas, und es konnte bei dieser Gelegenheit auch erkannt werden, dass die Zellhäute unverletzt waren und dass die Diastase nicht etwa durch Poren eingedrungen war.

Die Perisperme von Calla aethiopica waren durchgeschnitten worden, so dass die stärkehaltigen Zellen mit der Diastase in Be-

rührung standen. Die Cellulosemembranen der Zellen aus der Mitte, welche die Umgebung des zapfenartigen Schildchens bildeten, wurden leicht gelöst. Die Zellwände der peripherischen Zellen in der Nähe der Aleuronschicht hielten sich länger und liessen die Diastase hindurch, so dass sich im Innern der Zellen corrodirte Stärkekörner befanden. Bei weiterer Einwirkung fallen die Zellen auseinander, die Membranen werden dünner und dünner und schliesslich schwinden sie gänzlich.

Ueber die Einwirkung der Diastase auf die Reservecellulose der Dattel liegen schon Versuche von Brown und Morris vor, welche selbst nach langer Einwirkung keine Spur einer Auflösung fanden.

Ich stellte mir, um diese Angabe zu prüfen, eine sehr starke Diastaselösung her, zu der als Antisepticum ein wenig Chloroform hinzugesetzt wurde. In diese wurden Stücke des Endosperms der Dattel hineingelegt. Da die Entstehungsproducte auf den Umsetzungsprocess hindernd einwirken, wurde die Diastaselösung von Zeit zu Zeit erneuert.

Die ausgetrockneten Dattelkerne wurden in der Weise zerschnitten, dass der Schnitt senkrecht zur Längsachse geführt wurde; die dadurch hergestellten Scheiben waren 1—2 mm dick. Nach einer Einwirkung von fünf Tagen zeigte sich das Zellgewebe an der Oberfläche der Scheiben von Spalten durchsetzt, die aber nicht an allen Stellen gleichmässig auftraten. In den Wänden der pallisadenartig gestellten, langgestreckten Zellen waren sie spärlich vertheilt. Mehr und mehr zeigten sie sich in denjenigen Zellwänden, die nach der gefurchten Seite des Dattelkerns hin lagen. In die innere Substanz der Scheiben erstreckten sie sich nicht sehr weit; in kurzer Entfernung von der Oberfläche waren die Verdickungsschichten frei von Spalten.

Was die Form anbetrifft, so finden sich alle Uebergänge von feinen im Längs- und Querschnitt sehr schmalen Rissen bis zu breiteren Spalten, die in der Mitte ihren grössten Durchmesser haben. Andererseits wechselt auch die Breite, so dass einige als spaltenförmige Canälchen zu bezeichnen sind. Nur selten findet man sie verzweigt. Die Spalten nehmen, wie ich meist beobachten konnte, ihren Ursprung vom Zelllumen aus und erstrecken sich von hier aus in die Substanz der Zellwand. Der Längsdurchmesser ist gewöhnlich der Längsachse der Zellen parallel, doch kommen auch

Abweichungen von dieser Regel vor. In der Fig. 7, Taf. XX sind diese Verhältnisse dargestellt. Die kleinen runden Kreise sowie die dünnen Stellen zwischen den Verdickungsschichten sind die Tüpfel, die dunklen Streifen die Spalten. Fig. 7 giebt den Längsschnitt durch eine Endospermzelle.

Es fragt sich nun, ob diese Erscheinungen wirklich von einer Einwirkung der Diastase auf die Reservecellulose herrühren. Bringt man trockene Endospermstücke in Wasser, so nehmen sie dieses ein wenig auf. Sowohl auf Längs- als auch auf Querschnitten treten dann in den Verdickungsschichten Streifensysteme auf. Es ist dies eine Quellungserscheinung, welche sich von der erwähnten Spaltenbildung sehr wohl unterscheiden lässt.

Lässt man Endospermstücke längere Zeit — einige Wochen — in Wasser liegen, dem ein wenig Chloroform zugesetzt ist, so treten die Schichten stark hervor. In einigen derselben sind dann mitunter sehr feine Spalten zu bemerken, die reihenweis gestellt sind und mitunter parallel laufen. Dies sind wahrscheinlich Trockenspalten, welche beim Quellen der Endospermstücke in Wasser in der Membran noch zurückgeblieben sind (Fig. 8, Taf. XX). Die Spaltenbildung durch Diastase kann dagegen zur Zerklüftung der Membran parallel ihrer Oberfläche führen.

Sichere Lösungserscheinungen erhält man, wenn man Endospermstücke in verdünnter Salzsäure liegen lässt. Bei dieser Einwirkung sind die Spalten sehr kurz, aber zahlreich, so dass die Membranen an einigen Stellen wie von feinen Poren durchsetzt erscheinen. Auch in diesem Falle ist die Substanz in einiger Entfernung von der Oberfläche aus mehr und mehr intact.

Die Einwirkung der Diastase auf die Verdickungsschichten lässt sich nun leicht verfolgen, wenn man Endospermstücke kurze Zeit — 24 Stunden — in verdünnter Salzsäure liegen lässt und sie dann erst mit Diastaselösung behandelt. Dadurch treten die oben beschriebenen Spalten sehr zahlreich auf und man kann bemerken, wie sie an einigen Stellen zu der Zerklüftung der Membran führen.

Um völlig sicher zu sein, dass wir es mit einer Lösungserscheinung zu thun haben, wurde ein dünner Schnitt hergestellt, welcher für längere Zeit in einer Diastaselösung gehalten wurde. Letztere wurde fünfmal erneuert und enthielt als Antisepticum ein wenig Chloroform. In Fig. 10, Taf. XX, ist der intacte Schnitt dargestellt; *a*, *b*, ... *g* sind die verdickten Wandungen, die dünnen

Stellen zwischen denselben die Tüpfel. Nach der ersten Einwirkung erhielt die Wandung *a* einen Spalt, bei *b* löste sich etwas Substanz fort, so dass der Tüpfel frei wurde. Zwischen *b* und *c* verschwand ein Stück von der Membran (s. Fig. 11, Taf. XX). Weiterhin schwand zwischen *b* und *d* ein Stück aus der Membran, und in *c* erschienen Streifen (Fig. 12, Taf. XX), welche alsbald stärker hervortraten. Vergleicht man diese Stelle mit der in Fig. 9, Taf. XX dargestellten Wandung, welche aus einer in Diastaselösung gelegten Dattelkernscheibe herrührt, so tritt die Aehnlichkeit ohne weiteres deutlich hervor. In Fig. 13, 14, 15 u. 16, Taf. XX zeigt sich, wie die verdickten Wandungen allmählich abgetragen werden, so dass sie schliesslich wie verwischt erscheinen. In der Schicht *b* (s. Fig. 14, Taf. XX) ist der Tüpfel zum grössten Theil verschwunden, *c* und *d* ist an der linken Seite verschmolzen; *e*, *f* und *g* haben ihre scharfen Ränder verloren und ebenso *a* an der oberen rechten Seite; an *e* haben kleine Veränderungen stattgefunden.

Diesen Untersuchungen gemäss wirkt die Diastase zweifellos auf die Reservecellulose ein; aber diese Einwirkung ist eine sehr geringe: die zuletzt erwähnten Veränderungen erforderten eine Einwirkungsdauer von fünf Wochen. Sehr wahrscheinlich wird man die Zeit verkürzen können, wenn man ohne Chloroform und mit einer stärkeren Diastaselösung operirt. Ausserdem ist diese häufiger zu erneuern, da die Umsetzungsproducte hindernd einwirken.

Nach diesen Untersuchungen wirkt die Diastase auf die Reservecellulose in geringem Grade auslaugend und abschmelzend ein.

Bei der Keimung der Dattel wird die Reservecellulose des Endosperms von Seiten des Keimlings nur ausgelaugt. Die Zellhäute, die dem Saugorgan zunächst liegen, werden dünner und dünner und bilden schliesslich eine unentwirrbare Masse feiner Häute. Dass hier eine Auslaugung vorliegt, sieht man daran, dass kurz vor der Einwirkung die Innenlamelle und die Mittellamelle (welche letztere die einzelnen Zellen trennt) scharf hervortreten. Die zwischen beiden liegende Substanz schwindet allmählich, so dass jene aneinander rücken und schliesslich verschmelzen.

Zu den oben mitgetheilten Lösungserscheinungen will ich noch bemerken, dass nicht alle Dattelkerne gleich günstige Objecte waren; bei einigen reagirte die Diastase auf die Zellwände weniger gut. Sehr langsam erfolgt überhaupt die Einwirkung, wenn die Endospermstücke vorher in Wasser lagen.

In den vorliegenden Fällen handelte es sich um Endosperme respective Perisperme, in welche bei der normalen Keimung von Seiten des Embryo her Fermente eintreten. Anders verhält sich die Sache bei den Leguminosen, bei denen die Parenchymzellen der Kotyledonen die Reservestärke enthalten und bei der Keimung nicht erst die Fermente von aussen her empfangen, sondern selbst bereiten. Aus diesem Grunde erschien es fraglich, ob die Diastase in die Zellen von Stücken der Kotyledonen eintreten würde. Der Versuch wurde folgendermassen ausgeführt: Kotyledonenstücke von ungekeimten Samenkörnern von Phaseolus multiflorus wurden im trocknen Zustande in die Diastaselösung hineingelegt und blieben in derselben etwa vier Tage. Darnach wurden sie untersucht: es zeigten sich wohl vereinzelte corrodirte Stärkekörner. Aus dem spärlichem Vorkommen derselben liess sich mit Sicherheit nicht feststellen, ob die Diastase in Zellen eingedrungen war. Ich versuchte daher, zur Lösung dieser Frage auf einem anderen Wege zum Ziele zu gelangen.

Von mehreren trocknen Samenkörnern wurde die testa entfernt. Dies geschah auf folgende Weise: Die Körner wurden etwa eine halbe bis eine Stunde in Wasser gelegt, bis die Samenschale weich geworden war und sich leicht entfernen liess, ohne dass die Epidermis der Kotyledonen verletzt wurde. Darauf wurden die Samenkörner wieder über Schwefelsäure getrocknet und darnach in eine starke Diastaselösung gelegt, in der sie 24 Stunden verblieben. Die aufgequollenen Körner, deren Kotyledonen sich von einander etwas abgehoben hatten, wurden alsdann gut abgespült, einige Augenblicke in eine concentrirte Kupfersulfatlösung gehalten und schliesslich zum zweiten Male gut abgespült. Auf diese Weise mussten alle der Oberhaut etwa anhängenden Theilchen von Diastase entfernt oder mindestens unwirksam gemacht werden. Die so zubereiteten Samenkörner wurden einem einprocentigen Stärkekleister beigegeben, welcher nach 24 Stunden mittelst Fehling'scher Lösung auf Zucker untersucht wurde: es ergab sich ein starker Niederschlag von Cuprooxyd. Aus diesem Versuch folgt unzweifelhaft, dass die Diastase in das Gewebe der Kotyledonen eingetreten war und nachher in den Stärkekleister hinausdiffundirte. Auch in diesem Falle konnte ich mittelst der mikroskopischen Prüfung nicht mit Sicherheit feststellen, ob das Ferment in die Zellen eingedrungen war und dort Stärkekörner corrodirt hatte.

Zu dem eben beschriebenen Versuch wurde noch ein Parallelversuch in der Weise ausgeführt, dass statt der Diastaseflüssigkeit eine Maltoselösung genommen wurde. In gleicher Weise konnte hier constatirt werden, dass die Maltose in das Gewebe der Kotyledonen eingedrungen und nachher, allerdings nur in geringer Menge, wieder in Wasser hinausdiffundirt war.

Dieser letztere Versuch ist von Detmer[1]) in ähnlicher Weise schon gemacht worden: es wurden von ihm die Samenkörner von *Pisum sativum* in eine Zuckerlösung gebracht und nach mehrstündigem Verweilen in dieser in Wasser gelegt. Das letztere enthielt nach einer gewissen Zeit den aus den Körnern hinausdiffundirten Zucker, welcher mit Fehling'scher Lösung nachgewiesen wurde.

Lässt man die unverletzten Samenkörner längere Zeit in der Diastaselösung — etwa sieben Tage — liegen, so enthalten die Kotyledonen allerdings viele corrodirte Körner; allein man weiss dann immerhin nicht, welche durch die Diastase und welche durch die Thätigkeit der Zellen verändert wurden, selbst wenn man das Gewebe mit einem solchen anderer, nur in Wasser gewesener Samenkörner vergleicht; denn die Keimfähigkeit der Samen ist wohl nur selten eine ganz gleiche, und die Eigenthätigkeit der Zellen kann andererseits möglicherweise durch die Diastaselösung beeinträchtigt werden. Bei dieser Untersuchung stellt sich ausserdem noch der Uebelstand ein, dass die Leguminosenstärke verhältnissmässig schwer von der Diastase angegriffen wird.

Nach diesen Untersuchungen dringt also die Diastase sicher in das Zellgewebe der Kotyledonen ein, aber unsicher ist, ob sie auch den Plasmaschlauch passirt. Diese Frage kann man eher verneinen, denn wir erinnern uns aus dem vorigen Abschnitt, dass die Zellen der Kotyledonen in ihren ersten Keimungsstadien keine Diastase heraustreten lassen, auch wenn ihnen mittelst Glycerin ein Theil ihres Zellsaftes entzogen wird.

Auch Detmer kommt hinsichtlich des Zuckers zu einem ähnlichen Resultat.

Zu einem andern Ergebniss gelangen wir, wenn wir Stücke von Kotyledonen längere Zeit — etwa drei Wochen — in einer Diastaselösung liegen lassen, welcher als Antisepticum ein wenig Chloroform

1) Detmer, Die Keimung.

beigegeben ist. Die einzelnen, die Reservestärke enthaltenden Zellen trennen sich dann von dem Verbande los; die Diastase löst also die Mittellamelle, wodurch die Zellen auseinanderfallen und wie eine lockere Masse erscheinen. Das Ferment ist nun eingedrungen und hat die Stärkekörner im Innern der Zellen corrodirt. In Fig. 6, Taf. XIX, ist eine solche einzelne Zelle dargestellt, deren Inhalt die Corrosionen erkennen lässt. Die Zellhaut ist völlig intact; man kann sie durch mechanischen Druck sprengen, wodurch dann der Zellinhalt herausfällt.

Allerdings ist die Membran in gewisser Weise verändert worden: bringt man mehrere solcher Zellen auf den Objectträger und setzt etwas Fuchsin hinzu, so sieht man, wie die Zellen den Farbstoff speichern, so dass schliesslich eine farblose Lösung entsteht, in welcher die einzelnen intensiv rothen Zellen herumschwimmen. Die Membranen derselben sind völlig farblos. Es drängt sich daher die Frage auf, ob diese Unfähigkeit, Farbstoffe aufzunehmen, nicht davon herrührt, dass durch die Speicherung der Zellinhalt der Membran den Farbstoff entzieht. Um diese Frage zu beantworten, wurde folgendermassen verfahren: Eine Zelle wurde auf dem Objectträger zersprengt und der Inhalt herausgewaschen. Daneben wurde ein ebenfalls ausgewaschenes Gewebestück aus einem frischen Samenkorn gelegt, und beide Objecte mit dem Deckgläschen bedeckt. Darauf wurde ein wenig Fuchsinlösung hindurchgezogen: augenblicklich färbte sich das frische Gewebe intensiv roth, während die Membran der gesprengten Zelle so gut wie ungefärbt blieb. Dieses Verhalten der Zellhaut deutet darauf hin, dass durch die Diastase möglicher Weise etwas herausgelöst worden ist oder, mit anderen Worten, dass hier eine Auslaugung der Membran stattgefunden hat. Eine ähnliche Veränderung der Zellwand und des Plasmaschlauchs mag vielleicht bei der Keimung stattfinden, da, wie wir gesehen haben, die Diastase aus den Gewebselementen der Kotyledonen in den späteren Keimungsstadien herausgezogen werden kann.

Ich befinde mich hier mit den Untersuchungen Krabbe's[1]) in Widerspruch. Derselbe brachte Endosperme und, wie man aus der Darstellung entnehmen muss, auch Stücke der Kotyledonen von

---

1) Krabbe, Untersuchungen über das Diastaseferment. Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XXI, Heft 4.

Phaseolus in Diastaselösung, welche durch Filtriren von Malzaufgüssen bereitet wurde. Wird dieselbe von Zeit zu Zeit etwa alle zwei Tage durch eine frische Lösung ersetzt, „dann behalten die vom Embryo befreiten Endosperme Monate lang ihr frisches und gesundes Aussehen, zeigen aber in den geschlossenen Zellen auch bei diesem langen Aufenthalt in Diastase nicht die geringsten Spuren von Stärkeauflösung". Weiterhin bringt der Verfasser Kotyledonen in eine in Fäulniss übergegangene Lösung und findet, dass die Zellen sich in Folge der Lösung der Mittellamelle isoliren und dass schliesslich die Bakterien die Zellwand zerstören. Dann erst seien die Corrosionen an den Stärkekörnern wahrzunehmen.

Hierzu ist zunächst zu bemerken, dass ein roher Malzauszug sehr viel Eiweiss enthält, welches bei Diffusionsvorgängen hinderlich werden kann, wie dies aus den diesbezüglichen Versuchen mit Thoncylindern hervorgeht. Ausserdem ist ein roher Malzauszug hinsichtlich seiner diastatischen Wirkung nicht sehr ausgiebig. Ich operirte daher mit einem sehr energisch wirkenden Diastasepulver, welches frei von Eiweiss und Zucker war. Auch auf die Abwesenheit des letzteren ist Gewicht zu legen, da die Entstehungsproducte, also gerade die Gegenwart von Maltose, die besonders in rohen Malzauszügen in grosser Menge vorhanden ist, auf den Umsetzungsprocess hindernd einwirkt. Schliesslich wurde von Krabbe die Versuchslösung, „um eine zu starke Bakterienentwickelung und damit einhergehende Fäulniss zu verhüten", alle zwei Tage erneuert. Danach muss man annehmen, es waren immerhin Bakterien zugegen, welche sicher nicht die Wirkung der Diastase erhöhten. Dass dieselben, wie es der Verfasser darstellt, endlich die Zellmembran durchbohrten und dann auch die Stärkekörner angriffen, hat mit der Sache weiter nichts zu thun. Bei meinen Versuchen ist die Wirkung der Bakterien durch die Gegenwart des Chloroforms gänzlich ausgeschlossen gewesen.

In unserer Diastaselösung verändern sich, wie wir gesehen haben, derartig die Zellhäute, dass sie mit grosser Leichtigkeit Farbstoffe durchlassen. Diese Veränderung ist durch die Diastase bewirkt worden und rührt nicht etwa von einer Einwirkung des Chloroforms her, denn frische Schnitte, die sich mehrere Stunden in demselben befanden, konnten ebenso leicht wie ohne diese Behandlung tingirt werden. Da die Intercellularsubstanz durch das Ferment gelöst wird,

liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, dass die Zellhaut durch Auslaugung irgend eine Substanz verloren hat. Möglicher Weise ist dieselbe mit der Intercellularsubstanz identisch. Man könnte nun leicht folgern, dass, wenn die Diastase in dieser Weise auf die Zellhäute verändernd einwirkt, ihre Auswanderung aus den Kotyledonen in die Keimpflanze unwahrscheinlich ist. Allein in diesem Falle handelt es sich um geringe Mengen, die während des Keimungsverlaufes austreten. Um die beschriebenen Einwirkungen zu erhalten, muss man eine concentrirte Lösung anwenden.

Wird eine Zellwand nicht gleichmässig gelöst, wie wir dies für das Endospermgewebe des Mais angaben, und wie es auch Brown und Morris an den parenchymatischen Zellen von Kartoffelknollen beobachteten, so liegt der Grund wahrscheinlich in dem besonderen Aufbau der Zellwandmicellen. Wie bei den Stärkekörnern, wird auch hier der Satz gelten, dass die Lösung um so leichter von Statten geht, je wasserreicher die Substanz ist, je weiter die Interstitien zwischen den Micellen sind. Dagegen wird die Veränderung einer Membran, wie wir sie an den Zellen der Kotyledonen beobachteten, durch ihre besondere chemische Zusammensetzung bedingt.

Bei der Einwirkung von Diastase auf verschiedene Cellulosemembranen werden wir, je nachdem dieselben in Bau und Zusammensetzung von einander abweichen, auch verschiedene Lösungserscheinungen erhalten. In dieselbe Diastaselösung, welche die Kotyledonen von Phaseolus enthielt, wurden auch Stücke von einjährigen Zweigen der Plantane gelegt, welche der Länge nach durchgeschnitten worden waren. Sie sind im November den Bäumen entnommen worden und deshalb ausgewählt, weil die Markzellen mit Stärkekörnern dicht vollgepfropft sind, und weil ausserdem die Zweige der Plantane verhältnissmässig wenig Gerbstoffe enthalten sollen.

Schon nach 4—5 Tagen konnte der Durchgang der Diastase durch die verhältnissmässig starken Wände der Markzellen constatirt werden. In den der Schnittfläche zunächst gelegenen Zellen zeigten sich corrodirte Stärkekörner. Bei längerer Einwirkung des Ferments fanden sich dieselben auch in den inneren Zellen. Ein Schnitt mit solchen Körnern ist in Fig. 4, Taf. XIX dargestellt. Wie man sieht, dringt die Diastase durch einen feinen Kanal in das Innere, wo dann ein Hohlraum entsteht; weiterhin wird dann das Korn stark zerklüftet und zerfällt in kleine Stücke. Die Randpartien halten

sich am längsten. Die ersten Einwirkungen machen sich dadurch geltend, dass an den Stärkekörnern eine Randzone scharf und deutlich hervortritt (s. Fig. 5, Taf. XIX). Auf den ersten Blick glaubte ich, dass diese Ränder Plasmabelege wären, welche sich um die Körner herumgelegt hätten; denn mitunter waren dieselben von der Innenmasse etwas abgehoben. In der Zelle rechts unten ist ein solches Korn und daneben eine leere Randzone, die wir uns als Kugelschale zu denken haben, dargestellt. Dass diese nun dem Stärkekorn angehört, zeigt sich bei der Einwirkung von Jod. Dadurch wurde die Randzone violett, die Innensubstanz blau gefärbt. Intacte Körner nehmen dagegen eine homogene Färbung an.

Die Frage, ob in diesem Falle durch das zuerst eingedrungene Ferment eine Auslaugung stattgefunden hat, will ich dahingestellt sein lassen, da dieselbe einer specielleren Untersuchung bedarf. Bei längerer Einwirkung der Diastase erhält man meist solche Formen, wie sie in Fig. 4, Taf. XIX abgebildet sind und welche leicht zu deuten sind. Für unsere Zwecke genügt der Nachweis, dass die Diastase das Zellgewebe infiltrirt hat. Weiter fragt es sich, ob hierbei die Zellwände verändert wurden, wie dies bei den Zellen der Kotyledonen von Phaseolus geschah. Ein solcher Vorgang trat nicht ein: Die Zellwände der Markzellen färbten sich, nachdem die Diastase hindurchgegangen war, mit Fuchsin in derselben Weise, wie die Membranen von frischen Schnitten, obwohl sie sich ebenso lange wie die Zellen der Kotyledonen, deren Wandstructur verändert wurde, in der Versuchslösung befanden. Die Diastase hat hier keine merkliche Veränderung hervorgebracht.

Schliesslich sei noch die Einwirkung der Diastase auf Collenchym erwähnt. Schnitte aus dem Blattstiel einer Begonie wurden in eine starke Diastaselösung gebracht und darin längere Zeit (einige Tage) liegen gelassen. Die erste Veränderung bestand darin, dass sich die collenchymatische Substanz gelblich färbte und die Randlamellen derselben sehr deutlich hervortraten. Im weiteren Verlauf trat eine leichte Quellung ein, so dass sich jene Lamellen nach aussen wölbten. Die Innenmasse schwand nun mehr und mehr unter Zurücklassung von kleinen Körnchen. Dadurch wurden die in den Ecken zusammenstossenden primären Zellwände sichtbar. Im letzten Stadium nahmen auch diese eine feinkörnige Beschaffenheit an, während die Randlamellen des Collenchyms noch als feine, fast

kreisförmige Contouren erschienen. Diese Stadien sind in den Fig. 17—19, Taf. XX dargestellt.

Als Resultat dieser Untersuchungen ergiebt sich unzweifelhaft, dass die Diastase durch die Zellhaut zu diffundiren vermag. Der von Brown und Morris[1]) aufgestellte Satz, „dass das Verschwinden der Zellhaut immer jedem sichtbaren Angriff auf die enthaltenen Stärkekörner vorangeht“ (that the disappearance of the cell-wall always precedes any visible attack upon the contained starch-granules), bestätigt sich nicht für alle Fälle.

Ueberblickt man die Lösungserscheinungen, so kann man leicht auf die Vermuthung kommen, dass es zwei Arten von Diastasen giebt, welche sich durch ihr Diffusionsvermögen unterscheiden. Die eine dringt leichter durch die Zellwand und verändert dieselbe nicht; sie bewirkt bei ihrer Einwirkung auf das Dattelendosperm Spaltenbildung durch Auslaugung, und möglicher Weise laugt sie auch die Zellhäute der Kotyledonenzellen von Phaseolus aus. Sie corrodirt schliesslich langsam Stärkekörner.

Die andere Diastaseart diffundirt nicht oder durch geeignete Medien nur sehr schwer; sie vermag gewisse Cellulosehäute anzugreifen und zu zerstören. Die Art und Weise der Zerstörung ist nach Bau und Zusammensetzung der Membran eine verschiedene. Wir hätten hiermit ein ähnliches Ergebniss, wie es auch Brown und Morris bei ihren Untersuchungen erlangt haben. Die „Secretionsdiastase“ derselben, welche sich durch ihre energische Wirkungsweise auszeichnet, entspräche unserer schwer diffundirenden Diastaseart, die „Translocationsdiastase“ wäre mit dem leichter diffundirenden Ferment zu identificiren.

Allein alle diese Sätze können bis jetzt nur noch als Hypothese gelten, so lange es nicht gelingt, die Diastasearten zu isoliren. Dafür, dass Körper in verdünnter Lösung anders wirken als im concentrirten Zustande, haben wir viele Beispiele. Ich erinnere nur an Schwefelsäure und Rohrzucker. Es bedarf jedenfalls noch sehr eingehender Untersuchungen, um diese Sache klar zu legen.

---

1) Brown und Morris, The germination of some of the Gramineae.

Die Diastase in der Keimpflanze.

Von einer Anzahl Keimpflanzen (Phaseolus multiflorus) wurde der relative Diastasegehalt quantitativ bestimmt und dabei so operirt, dass die Resultate ein Bild von der Zunahme und Vertheilung des Fermentes geben konnten. Der Entwickelungsgang einer Keimpflanze vom ungekeimten Samenkorn bis zu dem Zustand, in welchem die Pflanze ihre ersten Blätter vollständig entwickelt hat, wurde in sechs Phasen eingetheilt.

Von 20 Samenkörnern wurden die Plumulae entfernt und diese so lange in Wasser gelegt, bis das Gewebe turgescent war. Alsdann wurden sie in 15 ccm Glycerin gebracht und darin mittelst eines Glasstabes zerquetscht. Die Mischung blieb 14 Tage stehen, während welcher Zeit sie öfter umgeschüttelt wurde. Alsdann wurden mittelst einer Bürette 10 ccm abgehoben, wobei die festen Theile zurückbleiben müssen, und zu einem 1procentigen Stärkekleister gesetzt, welcher mit einigen Tropfen Chlorwasserstoffsäure aufgekocht worden war. Die Mischung blieb 18 Stunden ruhig stehen; dann wurde dieselbe mittelst Fehling'scher Lösung auf Zucker geprüft. Da kein Niederschlag erfolgte, enthielt der Glycerinextract keine Diastase.

Von den ungekeimten Samenkörnern wurde noch die Diastase in dem basalen Theil der Kotyledonen zu bestimmen gesucht. Von den 20 Samenkörnern, welche die Plumulae geliefert hatten, wurden 10 Kotyledonen ausgewählt. An jedem derselben wurde die Längsachse in vier Theile getheilt; auf dem ersten Theilstrich, von der Insertion aus gerechnet, wurde das Keimblatt quer durchschnitten. Die so erhaltenen Theile, welche wir die basalen Kotyledontheile nennen wollen, wurden zerrieben und zu 15 ccm Glycerin gesetzt. Auch diese Mischung blieb unter öfterem Umschütteln 14 Tage stehen. Dann wurden 10 ccm abgenommen, mit welchen genau so wie im ersteren Falle verfahren wurde. Der Extract erwies sich auch in diesem Falle als wirkungslos auf Stärkekleister.

Eine zweite Versuchsreihe wurde mit jungen Keimpflanzen ausgeführt, welche in Sägespänen aufgezogen waren und deren Würzelchen eine durchschnittliche Länge von 1,5—2 cm hatten. Von diesen Keimpflanzen wurden die Würzelchen und die Kotyledonen entfernt.

Der Schnitt durch die Stengel wurde direct unterhalb der Kotyledonen geführt. Die durchschnittliche Länge der Stengel betrug 6—10 mm. Dieselben wurden nun in dünne Scheiben zerschnitten und so in 15 ccm Glycerin gelegt. Nach 14tägiger Extractionsdauer wurden 10 ccm mit Stärkekleister vermischt und das Gemisch nach 18stündiger Einwirkung mit Fehling'scher Lösung behandelt; es zeigte sich eine Spur von Kupferoxydul.

Von den Kotyledonen dieser Keimpflanzen wurden zehn ausgewählt und diese $^1/_4$ der Länge quer durchschnitten. Die basalen Theile wurden zerrieben und blieben 14 Tage in Glycerin. Die Umsetzungsfähigkeit von Stärke in Glycose für 10 ccm des Auszuges wurde in derselben Weise wie vorher ausgeführt. Es ergaben sich 0,007 g CuO.

Die dritte Versuchsreihe wurde mit Keimpflanzen unternommen, deren Wurzeln eine durchschnittliche Länge von 5,3 cm besassen; die Länge der Stengel betrug 8—10 mm.

Die Keimpflanzen wurden unterhalb der Kotyledonen durchschnitten, und nach Entfernung der letzteren wurden auch von den Stengeln die Endknospen abgenommen. Der Schnitt wurde direct unterhalb der Primordialblätter geführt. Die so erhaltenen Stengelstücke blieben zu dünnen Scheiben zerschnitten 14 Tage in Glycerin. Von dem Auszug wurden 10 ccm wie in den vorigen Versuchsreihen untersucht und 0,014 g CuO erhalten. Die basalen Theile von zehn Kotyledonen dieser Keimpflanzen, gleichfalls wie vorher untersucht, ergaben 0,06 g CuO.

In der vierten Versuchsreihe wurden 20 Keimpflanzen gewählt, deren Stengel zwischen 3,3 und 5 cm lang waren. Ihre Hauptwurzeln hatten reichlich Nebenwurzeln, ihre Endknospen waren noch etwas umgebogen und fingen an sich aufzurichten. Da es nun besonders darauf ankam, die Diastasemengen im basalen Stengeltheil der einzelnen Keimpflanzen miteinander zu vergleichen, so wurden von den Stengeln, nachdem dieselben unterhalb der Kotyledonen durchschnitten und die letzteren entfernt worden waren, von ihren unteren Enden je ein Stück von 1 cm Länge abgeschnitten. Diese Stengelstücke wollen wir die basalen Stengeltheile nennen. Ihr Diastasegehalt wurde in der gewöhnlichen Weise bestimmt; sie lieferten 0,085 g CuO.

Die übrigen Stengeltheile bis zu den Primordialblättern ergaben 0,555 g CuO. Durch die basalen Theile von zehn zu diesen Keimpflanzen gehörenden Kotyledonen wurden 0,165 g CuO erhalten.

Die Keimpflanzen der fünften Versuchsreihe hatten schon ihre ersten Blätter entwickelt; auf den Kotyledonen zeigten sich Falten, die Zeichen der Entleerung. Die Stengel unterhalb der Kotyledonen bis zu der Insertion der ersten Blätter hatten eine durchschnittliche Länge von etwa 10 cm. Die Untersuchung wurde genau so geführt wie in der vierten Versuchsreihe. Danach lieferten die basalen Stengeltheile 0,075 g CuO, die übrigen Stengeltheile 0,370 g CuO und die basalen Kotyledontheile 0,073 g CuO.

Es seien die Resultate dieser Versuchsreihen in einer Tabelle übersichtlich zusammengestellt:

Versuchsreihe und Phase der Keimpflanze	Basaler Stengeltheil	Uebriger Stengeltheil	Basaler Kotyledontheil
No. I	0 g CuO	—	0 g CuO
No. II	Spur CuO	—	0,007 g CuO
No. III	0,014 g CuO	—	0,060 g CuO
No. IV	0,085 g CuO	0,555 g CuO	0,165 g CuO
No. V	0,075 g CuO	0,370 g CuO	0,073 g CuO

In den drei ersten Fällen wurde der ganze Stengel als basaler Stengeltheil bezeichnet, weil er die Länge von 1 cm nicht überschreitet. Aus dieser Tabelle ist ohne Weiteres ersichtlich, dass der Diastasegehalt in dem Stengel[1]) der Keimpflanze mit dem Alter derselben zunimmt bis zu einem Maximum, dann aber mit weiterem Alter abnimmt. Ein gleiches Verhalten zeigt auch der basale Kotyledontheil.

Was die Vertheilung der Diastase in dem Stengel der Keimpflanze anbetrifft, so lässt sich leicht constatiren, dass der Gehalt von unten nach oben hin zunimmt und in der Endknospe, wo sich die Blätter entwickeln, am grössten ist; man schneidet die Stengel von verschiedenen in Wasserkultur aufgezogenen Keimpflanzen in verschiedenen Höhen quer durch und hängt die Pflanzen — jede

1) Anm. Diese Zahlen gelten nur für den Stengel bis zu den primordialen Blättern; für die ganze Pflanze ergiebt sich eine stetige Zunahme.

für sich — so über Stärkekleister, dass die Schnittflächen eintauchen. Man erhält dann nach einiger Zeit um so mehr CuO, je näher der Schnitt der Endknospe geführt ist. Indessen zeigt der Diastasegehalt nicht überall einen stetigen Verlauf:

Neun Keimpflanzen wurden unterhalb der Kotyledonen durchschnitten und, nachdem auch diese letzteren entfernt worden waren, wurden von jedem der Stengel, und zwar von der Schnittfläche aus nach oben hin, zwei Stücke von je 1 cm Länge abgenommen. Wir wollen dieselben als untere und obere basale Stengeltheile bezeichnen. Desgleichen wurde von jedem hypokotylen Glied der neun Keimpflanzen von der Schnittfläche aus nach unten hin je ein Stück von 1 cm Länge abgeschnitten.

Die Keimpflanzen, welche zu dieser Untersuchung verwendet wurden, hatten eine Höhe von durchschnittlich 5 cm; die Endknospen richteten sich eben auf, so dass also die Primordialblätter vor ihrer Entfaltung standen.

Die entsprechenden Stengelstücke, also die unteren und die oberen basalen Stengeltheile sowie die hypokotylen Glieder, wurden zusammengenommen und — jede Abtheilung für sich — zu dünnen Scheiben zerschnitten. Dieselben wurden sechs Wochen in 20 ccm Glycerin liegen gelassen.

Eine zweite Partie von neun Keimpflanzen, die in ihrer Entwickelung etwas weiter vorgeschritten waren, wurden in ganz derselben Weise behandelt.

Von jedem der Auszüge wurden 7 ccm abgehoben und zu einem 1procentigen Stärkekleister gesetzt. Die Einwirkung dauerte 16 Stunden.

Das Resultat ist folgendes: Von der ersten Reihe der Keimpflanzen lieferten:

das hypokotyle Glied 0,042 g CuO,
der untere basale Stengeltheil 0,058 g CuO,
der obere basale Stengeltheil 0,054 g CuO.

Von der zweiten Reihe der Keimpflanzen lieferten:

das hypokotyle Glied 0,043 g CuO,
der untere basale Stengeltheil 0,068 g CuO,
der obere basale Stengeltheil 0,063 g CuO.

Durch einen anderen Versuch mit etwas anderer Anordnung wurde ein ähnliches Ergebniss erhalten. Es waren neun Keim-

pflanzen, deren Schnitte vier Wochen in 12 ccm Glycerin belassen wurden; sie ergaben folgendes Resultat:

das hypokotyle Glied 0,018 g CuO,
der untere basale Stengeltheil 0,053 g CuO,
der obere basale Stengeltheil 0,044 g CuO.

Es zeigt sich demnach, dass die Zellen in der Nähe der Kotyledoneninsertion etwas reicher an Diastase sind als ihre Nachbarzellen. Ferner ergiebt sich daraus, dass der Diastasegehalt im hypokotylen Glied viel geringer ist als im Stengel.

Aus weiteren Versuchen geht hervor, dass der Diastasegehalt in der Wurzel nach untenhin mehr und mehr abnimmt, dann aber in der Wurzelspitze plötzlich steigt.

Diese Versuche lassen es zu, den Diastasegehalt der Keimpflanze graphisch darzustellen. Wenn auch die Versuche noch nicht zahlreich genug sind, um ein genaues Bild zu erhalten, so lassen sie doch wenigstens den ungefähren Verlauf der Curve erkennen. Wir denken uns die Keimpflanze als Abscisse; dann giebt die Ordinate den relativen Gehalt in Diastase an. Der Nullpunkt ist natürlich unbestimmt (s. Fig. 20, Taf. XX). Ueber den Wurzelspitzen und über der Insertion der Kotyledonen steigt die Curve; ihre höchste Höhe liegt über der Endknospe des Stengels, dagegen unmittelbar hinter der Kotyledoneninsertion fällt sie etwas steil ab. Abgesehen von dem kleinen Maximum in der Mitte liegen Maxima da, wo sich junges embryonales Gewebe vorfindet. Wahrscheinlich ist hier der Verbrauch an Diastase am grössten, um die transitorische Stärke für den Aufbau der Zellwände umzuwandeln und Cellulosewände bei der Bildung der Gefässe zu lösen. Selbstverständlich muss sich die Curve im Verlaufe des Wachsthums beständig ändern. Um dies zu untersuchen, wurde folgender Versuch unternommen:

Drei erwachsene Pflanzen, deren Stengel bis zu den ersten Blättern etwa 10 cm lang waren und welche die Keimblätter schon längere Zeit verloren hatten, wurden unterhalb der Insertion der Kotyledonen durchschnitten. Von der Schnittfläche aus wurden von jedem Stengel zwei Stücke abgeschnitten, deren jedes eine Länge von 3 cm hatte. Die entsprechenden Stücke wurden zusammengenommen, zu dünnen Scheiben zerschnitten und blieben so sieben Tage in Glycerin. Es lieferten darnach:

die unteren Stengelstücke 0,018 g CuO,
die oberen Stengelstücke 0,022 g CuO.

Es ist demnach die Diastase in dem älteren Stengel ziemlich gleichmässig vertheilt.

Im Anschluss daran sei noch erwähnt, dass im ersten Stadium der Keimung die hervorbrechende Wurzel einen höheren Diastasegehalt aufweist, als die noch zwischen den Keimblättern sich befindliche Keimknospe. Wächst diese letztere aber hervor, und ist die Hauptwurzel stark verlängert, so sinkt der Gehalt an Ferment im hypokotylen Glied unter den des Stengels.

Bei den Monokotylen scheint die Diastase in der Keimpflanze in ähnlicher Weise vertheilt zu sein. Das Maximum im Diastasegehalt, welches bei den Stärke als Reservestoff führenden Dikotyledonen in den Keimblättern liegt, befindet sich bei den Gramineen im Scutellum. Ein zweites und drittes Maximum ist in der Spitze des jungen Sprosses und in der Wurzelspitze vorhanden. Wie bei Phaseolus ist der Diastasegehalt der letzteren im ersten Keimungsstadium — beim Hervorbrechen — ein höherer als der der Keimknospe. Wächst die Wurzel weiter hervor, so enthält das Scutellum weit mehr Ferment als der mit ihm in Verbindung stehende basale Theil der Wurzel, in welcher dann wieder der Diastasegehalt bis zur Spitze zunimmt. Dieses Verhältniss bleibt für alle folgenden Keimungsstadien bestehen.

Die Diastase in den Kotyledonen.

Schon aus der Tabelle des vorigen Abschnittes zeigte es sich, dass der Verlauf der Diastasezunahme in dem basalen Theil der Kotyledonen ein ähnlicher wie in dem basalen Stengeltheil ist. Wir gehen auf diese Erscheinung etwas näher ein:

Für die Untersuchung wurden zwei gleiche Bohnenkeimpflanzen verwendet, deren Plumulae die Länge von 1 cm hatten. Jeder der vier Kotyledonen wurde in drei gleiche Stücke zerschnitten und zwar in der Weise, dass der Schnitt senkrecht zur Längsachse geführt wurde. Die Stücke wurden durch Wägung auf gleiches Gewicht gebracht und in entsprechender Weise vereinigt, so dass wir also drei Abtheilungen erhalten: die basalen Kotyledonstücke (der Insertion am nächsten), die mittleren Kotyledonstücke und die Endstücke. Jede Abtheilung, deren Gewicht 0,4 g betrug, wurde in dünnen Scheiben

zu 10 ccm Glycerin gegeben. Nach sechswöchentlicher Extractionsdauer wurde von jeder der drei Lösungen 3 ccm abgehoben und zu einprocentigem Stärkekleister gesetzt. Die Einwirkung dauerte 15 Stunden.

Der basale Kotyledontheil lieferte einen reichlichen Niederschlag von Kupferoxydul, die beiden andern nur sehr wenig.

Diese Versuchsreihe wurde noch einmal an solchen Keimpflanzen wiederholt, deren Stengelachsen doppelt so lang waren.

Es bedarf keines Zahlenbeleges, und man konnte leicht sehen, dass der Diastasegehalt der Kotyledonen dieser Keimpflanzen sich im Ganzen bedeutend vermehrt hatte.

Die Versuchsanordnung war wie in der ersten Reihe. Darnach lieferte:

das basale Kotyledonstück: 0,042 g CuO,
das mittlere Kotyledonstück: 0,064 g CuO,
das Endstück: 0,034 g CuO.

In einer dritten Versuchsreihe wurde mit sechs Kotyledonen älterer Pflanzen operirt. Die drei Abtheilungen wurden, nachdem sie über Schwefelsäure getrocknet worden waren, zerrieben und dann durch Wägung auf gleiches Gewicht gebracht. Jede Abtheilung wurde in 10 ccm Glycerin vier Wochen hindurch belassen. Das Resultat ist folgendes. Es lieferte:

das basale Kotyledonstück: 0,046 g CuO,
das mittlere Kotyledonstück: 0,074 g CuO,
das Endstück: 0,088 g CuO.

Nach diesen Versuchen entsteht die Diastase zuerst an der Insertionsstelle der Kotyledonen. Von hier aus pflanzt sich der Process der Diastasebildung in das innere Gewebe fort; der Bildungsheerd greift immer weiter um sich. Während dessen erreichen die Zellen, in welchen die Diastase zuerst entstand, ihren Maximalgehalt an Ferment. Bald verringert sich nun ihr Diastasegehalt, und das Maximum geht auf die nächstfolgenden Zellen über. In dieser Weise schreitet der Vorgang fort, so dass schliesslich die Zellen im Endtheil der Kotyledonen den Maximalgehalt an Diastase erlangen, während die Zellen des mittleren Gewebes und des basalen Theiles eine allmähliche Abnahme zeigen, welche ihren geringsten Werth an der Insertion besitzt.

An dieses Ergebniss schliesst sich die Frage an, ob der Keimling oder die Plumula einen Reiz ausübt, durch welchen der Diastaseprocess in denjenigen Zellen angeregt wird, welche die Verbindungsstelle von Kotyledonen und Plumula herstellen.

Aus einer Anzahl von trocknen Samenkörnern wurden die Kotyledonen herausgenommen und nach der Quellung mit ihren Ansatzstellen in feuchten Sand gesteckt, worin sie etwa drei Wochen hindurch gehalten wurden. Eine andere Anzahl von Kotyledonen wurde mit jenen zugleich eingepflanzt, nachdem die unverletzten Samen, denen sie entstammten, zwei Tage in Wasser gelegen hatten. Sämmtliche Keimblätter wurden nun denselben Bedingungen des Lichts, der Wärme und der Feuchtigkeit ausgesetzt. Nach einiger Zeit zeigten sie eine Volumzunahme und ergrünten etwas. Ihre anatomische Veränderung bestand darin, dass in ihren Cambiumbündeln Spiralgefässe ausgebildet wurden. Einige von den Kotyledonen gingen zu Grunde und wurden entfernt. Aus beiden Partien wurde eine Auswahl von je zehn Objecten getroffen, aus denen Diastaseauszüge hergestellt wurden. Jede Abtheilung wurde für sich in einem Mörser zerrieben; und nachdem eine 20procentige Glycerinlösung zugesetzt war, blieben die Mischungen eine gleiche Zeit hindurch stehen.

Darnach wurden von beiden Extracten gleiche Quantitäten abgehoben, die auf einprocentigen Stärkekleister während $^3/_4$ Stunden einwirkten.

Die Kotyledonen, welche von den trockenen Samenkörnern stammten, lieferten:

0,016 g CuO für Diastase,
0,031 g CuO für Glycose.

Die Kotyledonen, welche mit der Plumula 48 Stunden in Berührung waren, lieferten:

0,081 g CuO für Diastase,
0,015 g CuO für Glycose.

Aus diesem Ergebniss sehen wir zunächst, dass die Kotyledonen selbstständig, ohne Hülfe des Keimlings, Diastase zu bilden vermögen. Allerdings scheint der Bildungsprocess in irgend einer Weise von Seiten des Keimlings beeinflusst zu werden, denn die Kotyledonen der zweiten Abtheilung enthalten viel mehr Ferment, etwa fünfmal

so viel, als die der ersten. Dieses Plus ist nicht etwa direct auf Rechnung des normalen 48stündigen Keimungsvorganges zu setzen, da in dieser Zeit kaum mehr als Spuren von Diastase entstehen.

Ein interessantes Verhalten zeigt der Zucker: die Glycosemengen stehen, abgesehen vom Index, im umgekehrten Verhältniss zu den Diastasemengen. Es hat den Anschein, als wenn in den Kotyledonen, die den trockenen Samenkörnern entstammten, die Diastase besser auf Stärke einwirkte und dadurch verbraucht wurde, während sich der Zucker anhäufte. Im anderen Falle scheint der Diastaseverbrauch weniger lebhaft gewesen zu sein. Doch ist auch die Annahme möglich, dass hier ursprünglich noch mehr Diastase vorhanden war, und dass mehr Zucker verbraucht wurde. Darüber müssen unter gleichzeitiger Beobachtung der anatomischen Verhältnisse noch nähere Untersuchungen Auskunft geben.

Es wurden auch noch andere Versuche unternommen, durch welche es sich immer zeigte, dass die Diastase in abgeschnittenen Keimblättern selbstständig entsteht. Noch folgender Versuch sei erwähnt: Eine Anzahl Bohnen wurde drei Tage in Wasser gehalten. Aus jeder wurde dann ein Keimblatt herausgenommen und getrocknet; die übrigen Keimblätter dagegen wurden nach Entfernung von der Plumula acht Tage feucht gehalten. Diese letzteren zeigten bei der Untersuchung einen höheren Diastasegehalt als die ersteren.

Wie man leicht durch entsprechende Controlversuche zeigen kann, geht dieser Diastasebildungsprocess in den Kotyledonen intensiver vor sich, wenn die letzteren an der Keimpflanze bleiben. Es ist wahrscheinlich, dass der Grund hierfür in erster Linie in der Ableitung der Entstehungsproducte zu suchen ist.

Es sei schliesslich noch erwähnt, dass sich ausser in den Kotyledonen noch ein zweiter Bildungsheerd von Diastase in der Keimpflanze vorfindet: es ist dies die Keimknospe. Allerdings wird hier die Diastase erst dann ausgiebiger entwickelt, wenn sich die primordialen Blätter entfalten. In den ersten Stadien der Keimung ist dieser Process unbedeutend.

Der Nachweis, dass die Stengelknospe ohne Hülfe der Kotyledonen Diastase zu bilden vermag, geschieht in der Weise, dass man von einer Anzahl Keimpflanzen, die sich in einem vorgeschrittenen Wachsthumsstadium befinden müssen, die Kotyledonen entfernt. Entwickeln sich diese Pflanzen weiter, so findet man in ihren

Stengelknospen eine Zunahme des Fermentgehalts. Der Versuch läuft daraus hinaus, dass man ihre Diastasemenge mit derjenigen von solchen Stengelknospen zu vergleichen hat, die ähnlichen, mit den ursprünglich ausgewählten vor der Entfernung der Kotyledonen auf gleicher Entwickelungsstufe stehenden Keimpflanzen entnommen wurden. Wahrscheinlich werden sich für die Wurzelspitze ähnliche Erscheinungen nachweisen lassen.

Wir finden demnach, dass das embryonale Gewebe in der Stamm- und in der Wurzelspitze, für welches sich ein Maximum im Diastasegehalt nachweisen liess, zugleich auch ein Bildungsheerd des Ferments ist, oder mit anderen Worten: die meristematischen Zellen erzeugen die Diastase in ausgiebigerer Weise als die älteren Zellen, welche sich in einem völlig ausgewachsenen Zustande befinden.

Versuche mit Keimpflanzen, denen die Kotyledonen genommen werden.

Es ist bekannt, dass Keimpflanzen (Phaseolus), denen man die Kotyledonen fortnimmt, noch eine zeitlang zu wachsen vermögen, vorausgesetzt, dass ihnen ein Ersatz durch geeignete Nährlösungen geschaffen wird. Indessen vertragen sie einen solchen Eingriff gewöhnlich nur in einem vorgerückteren Stadium der Entwickelung. Bei diesen Versuchen handelt es sich darum zu untersuchen, welchen Einfluss die Fortnahme der Kotyledonen auf den Diastasegehalt der Keimpflanze ausübt. Wenn man annimmt, dass die Diastase überhaupt nicht zu wandern vermag, so darf der Gehalt durch jenen Eingriff nicht sehr geändert werden; oder aber man müsste, falls eine Verminderung der Enzyme stattfindet, z. B. annehmen, dass in Folge der verringerten Nahrungszufuhr besondere chemische Umsetzungen stattfinden, durch welche Diastase zerstört wird, also in andere Körper übergeht. Aus letzterer Annahme entstehen indessen gewisse Schwierigkeiten, denn mit einer verminderten Nahrungszufuhr erfahren auch die physiologischen Processe eine Verminderung, wie dies aus dem verlangsamten Wachsthum schon hervorgeht. Sehen wir vorläufig von den übrigen denkbaren Fällen ab, so ist jedenfalls der Schluss gerechtfertigt, dass eine Wanderung von Diastase nicht stattfindet, wenn der Diastasegehalt im Stengel der Keimpflanze nach Entfernung der Kotyledonen unverändert bleibt.

Es wurden zunächst im Anschluss an die oben aufgestellte Tabelle zwei Versuche mit Keimpflanzen ausgeführt, die sich in den ersten Entwickelungszuständen befanden. Aus einer Anzahl ungekeimter Samen von Phaseolus wurden die Keimknospen mit den sich daran befindlichen Würzelchen von den Kotyledonen entfernt. Dieselben wurden auf Fliesspapier gelegt, welches mit einer Nährlösung getränkt war, und welches täglich erneuert wurde. Die Nährlösung wurde in der Weise hergestellt, dass zwei Kotyledonen von Keimpflanzen im mittleren Entwickelungszustande zerrieben und dann mit 100 ccm Wasser aufgekocht wurden.

Nach acht Tagen wurden 20 Keimlinge, die um eine Kleinigkeit gewachsen waren und deren primordiale Blätter etwas Chlorophyll gebildet hatten, ausgewählt und ihre Würzelchen entfernt; alsdann wurden sie zu dünnen Scheiben zerschnitten, welche 14 Tage in 15 ccm Glycerin blieben. 10 ccm von diesem Auszug, welcher mit einprocentiger Stärkelösung 18 Stunden in Berührung stand, lieferten keine Spur von CuO.

Derselbe Versuch wurde mit Keimlingen wiederholt, deren Wurzeln 1,5—2 cm Länge besassen; es ergab sich hier nur eine Spur von Kupferoxydulniederschlag, wogegen normale Keimlinge auf dieser Entwickelungsstufe nach der Tabelle 0,014 g CuO lieferten. Wie aber aus anderen Versuchen hervorgeht, bei denen eine grössere Anzahl von Keimlingen verwendet wurden, vermag unter diesen Wachsthumsverhältnissen und auch, wenn nur Zucker als Nahrung geboten wird, die Stengelknospe kleine Mengen von Diastase zu erzeugen.

Die weiteren Versuche wurden daher an grösseren Keimpflanzen unternommen, damit der Diastasegehalt der Knospe nicht störend einwirkt. Von zehn Keimpflanzen, deren Stengel 8—10 cm Länge hatten, wurden die Kotyledonen abgeschnitten, worauf sie acht Tage in Wasserkultur gehalten wurden. Die Pflanzen wurden alsdann oberhalb der Insertion der Kotyledonen durchschnitten und von jeder ein 3 cm langes Stengelstück (von der Schnittfläche aus gerechnet) entnommen. Sämmtliche Stücke wurden in dünne Scheiben zerschnitten, welche eine Woche hindurch in 30 ccm Glycerin blieben.

Zehn andere normal gewachsene Keimpflanzen, welche in Bezug auf Grösse und Entwickelung den vorigen ähnlich waren, wurden in derselben Weise behandelt. Von jedem der beiden Auszüge wurden

3 ccm zu einem einprocentigen Stärkekleister gesetzt. Dauer der Einwirkung 24 Stunden. Darnach lieferte die Lösung, welche von den Stengelstücken der der Kotyledonen beraubten Keimpflanzen stammte, 0,020 g CuO.

Die Lösung, welche von den Stengelstücken der normalen Pflanzen herrührte: 0,157 g CuO.

Die beiden Beträge verhalten sich wie 1 : 8, d. h. es ist in dem Stengel einer ohne Keimblätter weitergewachsenen Keimpflanze weniger Diastase zu finden als in dem Stengel einer solchen, welche sich mit den Kotyledonen weiterentwickelt hat, wobei vorausgesetzt ist, dass beide Versuchsobjecte an Grösse und Formentwickelung annähernd ähnlich sind.

Die Versuchsanordnung wurde bei einer zweiten Reihe von Versuchen etwas abgeändert: es wurden sechs annähernd gleiche Keimpflanzen ausgewählt, deren Stengel durchschnittlich 10 cm Länge hatten. Drei von diesen wurden oberhalb der Kotyledonen abgeschnitten. Von jedem ihrer Stengel wurden — und zwar von der Schnittfläche aus — zwei Stücke von je 3 cm Länge entnommen, welche wir als unterer und oberer Stengeltheil bezeichnen wollen. Alle drei unteren und auch die drei oberen Stengeltheile wurden in dünne Scheiben zerschnitten und blieben 19 Tage in 10 ccm Glycerin liegen.

Die drei anderen Versuchspflanzen wuchsen ohne die Kotyledonen neun Tage weiter und wurden dann in derselben Weise, wie angegeben, behandelt. Von jeder der vier Glycerinauszüge wurden 3 ccm abgehoben und mit einem 1 procentigen Stärkekleister zusammengebracht. Dauer der Einwirkung: $6^1/_2$ Stunden.

Darnach lieferten von den ersten Keimpflanzen:

die unteren Stengeltheile 0,051 g CuO,
die oberen Stengeltheile 0,123 g CuO;

von den ohne die Kotyledonen weitergewachsenen Keimpflanzen:

die unteren Stengeltheile 0,003 g CuO,
die oberen Stengeltheile 0,011 g CuO.

Zu einem Vergleich wurden noch ältere Pflanzen herangezogen, deren Kotyledonen schon längere Zeit abgeworfen waren; mit diesen wurde in derselben Weise verfahren. Ihre unteren Stengeltheile lieferten 0,002 g CuO.

Aus diesen Zahlen ist ersichtlich, dass der Diastasegehalt in den Versuchspflanzen nach Entfernung ihrer Kotyledonen rapide sinkt und zwar soweit, dass er etwa demjenigen älterer Pflanzen gleichkommt, deren Kotyledonen bereits abgefallen sind. Dieses Resultat gilt nicht für die Endknospe des Stengels, wo sich, wie schon oben bemerkt, der Diastasegehalt in den beobachteten Fällen unbeachtet der Entnahme der Kotyledonen erhöht. Es zeigt sich dies durch folgenden Versuch: Von drei Keimpflanzen wurden die Stengel abgeschnitten, welche eine Länge von 3 cm besassen, und aus ihnen ein Diastaseauszug hergestellt. Dasselbe geschah mit drei Keimpflanzen, welche ohne die Kotyledonen sechs Tage weiter gewachsen waren, und schliesslich auch noch mit drei Keimpflanzen, welche sich mit den Kotyledonen weiter entwickelt hatten. Vor dem Versuch waren alle Pflanzen in Grösse und Entwickelung annähernd gleich. Nach Einwirkung auf Stärkekleister lieferte der Auszug:

der ursprünglichen Pflanzen 0,033 g CuO,
der ohne Kotyledonen weiter entwickelten Pflanzen 0,078 g CuO,
der mit Kotyledonen weiter entwickelten Pflanzen 0,197 g CuO.

Es ist hieraus zu ersehen, dass die Stengelknospe ihren Diastasegehalt auch nach Entfernung der Kotyledonen zu vermehren vermag, aber nicht in dem Maasse, als wenn die Kotyledonen an dem Stengel sitzen geblieben wären. In dem Stengel und besonders in dem basalen Theil desselben, an welchem die Kotyledonen inserirt waren, tritt durch jenen Eingriff eine starke Abnahme des Diastasegehalts ein. Wie aus unserer Tabelle zu entnehmen ist, kann auch in normal wachsenden Pflanzen der Diastasegehalt im Verlaufe des Wachsthums eine Abnahme zeigen. Es fragt sich daher, in welchem Verhältniss diese Abnahme bei den der Kotyledonen beraubten Keimpflanzen stattfindet. Der Versuch wurde folgendermassen ausgeführt.

21 Keimpflanzen, die etwa 5 cm hoch waren und deren primordiale Blätter sich aufzurichten begannen, wurden unterhalb der Kotyledonen durchschnitten. Von jedem der Stengel wurde von der Schnittfläche aus ein 2 cm langes Stück abgeschnitten. Sämmtliche Stücke wurden in dünne Scheiben zertheilt und blieben so 14 Tage in 50 ccm Glycerin.

In derselben Weise wurde mit 21 Keimpflanzen verfahren, deren primordiale Blätter sich etwas weiter entwickelt hatten, und

schliesslich auch mit solchen, die mit den letzten gleichzeitig ausgesät worden waren, aber acht Tage ohne Kotyledonen gewachsen waren; sie glichen in ihrer Entwickelung den Pflanzen der ersten Abtheilung. Von jedem Auszuge wurden 10 ccm verwendet. Die Dauer der Einwirkung auf Stärkekleister betrug 16 Stunden.

Danach lieferten:

die basalen Stengeltheile der ersten Abtheilung: 0,150 g CuO,
die basalen Stengeltheile der zweiten Abtheilung: 0,098 g CuO
(ältere Pflanzen mit Kotyledonen),
die basalen Stengeltheile der dritten Abtheilung: 0,030 g CuO
(Pflanzen, gleichalterig mit denen der ersten Abtheilung).

In einer zweiten Versuchsreihe wurden von den Keimpflanzen die hypokotylen Glieder, die unteren und die oberen basalen Stengeltheile von je 1 cm Länge entnommen und daraus Diastaseauszüge hergestellt. Die der Kotyledonen beraubten Vergleichspflanzen wurden von einer solchen Entwickelungsstufe gewählt, dass die betreffenden Auszüge einen höheren Diastasegehalt hätten geben müssen, wenn sie normal gewachsen wären. 3 ccm der Auszüge, die aus den Stengeltheilen von neun Keimpflanzen hergestellt waren, wirkten 18 Stunden auf Stärkekleister ein. Das Resultat ist folgendes:

1. Von Keimpflanzen, die mit den Kotyledonen sich entwickelt hatten, lieferten:

der obere basale Stengeltheil 0,044 g CuO,
der untere basale Stengeltheil 0,053 g CuO,
das hypokotyle Glied 0,018 g CuO.

2. Von Keimpflanzen, die ohne die Kotyledonen sich sechs Tage weiter entwickelt hatten, und welche unter normalen Verhältnissen mehr Diastase hätten geben müssen, lieferten:

der obere basale Stengeltheil 0,019 g CuO,
der untere basale Stengeltheil 0,031 g CuO,
das hypokotyle Glied 0,016 g CuO.

Andere Zahlen, welche aus einem Controlversuch mit anderen Pflanzen herrühren, sind:

der obere basale Stengeltheil 0,017 g CuO,
der untere basale Stengeltheil 0,020 g CuO,
das hypokotyle Glied 0,018 g CuO.

Das Resultat, welches wir aus allen diesen Versuchen erhalten, ist folgendes: Durch die Entfernung der Kotyledonen sinkt der Diastasegehalt in dem Stengel der Keimpflanzen so, dass er etwa demjenigen der älteren Pflanzen gleichkommt, welche die Kotyledonen abgeworfen haben; ferner vertheilt sich die Diastase, wenn sich die Keimpflanzen nach jenem Eingriff längere Zeit weiter entwickeln, in dem Gewebe ziemlich gleichmässig.

Die Curve, die dem Diastasegehalt entspricht, steigt dann wie bei älteren Pflanzen ganz allmählich an. In dem hypokotylen Glied ändert sich nach Fortnahme der Kotyledonen der Diastasegehalt nur wenig.

Um diese Erscheinungen zu erklären, wollen wir uns zunächst auf den Standpunkt stellen, dass die Diastase nicht zu wandern vermag. Es müssten dann nach Fortnahme der Kotyledonen besondere chemische Processe in dem Stengelgewebe stattfinden, durch welche Diastase zerstört wird. Diese Erklärung setzt aber voraus, dass besondere Körper, etwa Gerbstoffe, in grösserer Menge gebildet werden, welche die Zerstörung bewirken.

Eine solche Neubildung bei wachsendem Nahrungsmangel ist nicht leicht denkbar.

Eine bessere Erklärung wäre die, dass die Zellen weniger Diastase produciren, weil ihnen weniger Bildungsmaterial zugeführt wird. Die vorhandene Diastase wird alsbald zur Umbildung der transitorischen Stärke aufgebraucht. Dagegen wäre Folgendes zu sagen: Die Zellen im hypokotylen Gliede müssten sich dann anders verhalten als die der unteren Sprossachse, da ihnen jedenfalls auch weniger Nahrungsstoffe zugeführt werden. Ferner müsste dann der Diastasebildungsprocess in den Zellen der Kotyledonen ein anderer sein, als wie derjenige in den Zellen der Sprossachse. In dem basalen Theil der Kotyledonen sinkt der Diastasegehalt, auch nachdem die Stärkekörner gelöst sind. Sie enthalten dann noch transitorische Stärke, und an einen Nahrungsmangel wie in den Zellen der Sprossachse ist hier nicht zu denken, da das innere Gewebe der Kotyledonen sich noch nicht entleert hat. Dass Diastase in verschiedener Weise erzeugt werden kann, hat allerdings nichts Unwahrscheinliches an sich, es kommt aber hier noch Folgendes hinzu: auch nach Lösung der aufgespeicherten Stärke wäre dann der Diastaseverbrauch noch ein lebhafter. Denselben müsste man nun auf Rechnung von be-

sonderen chemischen Processen setzen, welche gegen Ende der Entleerung eintreten und durch welche also die Diastase zerstört wird; denn die Abnahme des Diastasegehalts nach dem Verschwinden der aufgespeicherten Stärke lässt sich nicht allein aus der Auflösung von transitorischer Stärke ableiten, da deren Menge nur gering ist. Es wäre dies ein merkwürdiges Verhalten der Keimpflanze, wenn die Diastase, welche diffusionsfähig ist, in den Zellen der Kotyledonen nach Entleerung der Stärke zerstört und in dem nahen unteren Theil der Sprossachse gänzlich von Neuem gebildet würde, da hier im normalen Keimungsverlauf ein Anwachsen des Diastasegehalts stattfindet.

Viel einfacher wird die Erklärung, wenn wir annehmen, dass die Diastase mit der Maltose aus den Kotyledonen in den Stengel übertritt.

Dass eine solche Auswanderung möglich ist, zeigt der oben angeführte Versuch, wonach Stengelstücke, an denen sich die Kotyledonen befinden, Diastase austreten lassen, wenn man sie in Wasser legt. Hierbei nimmt die Diastase ihren Weg im Innern der Zellhaut; würde sie in die Zellen eintreten, so würde sie sich wie die Glykose verhalten, welche von dem Plasmaschlauch zurückgehalten werden kann. Ueber die Richtigkeit dieser Annahme müssen natürlich noch nähere Untersuchungen Auskunft geben.

Die Kotyledonen stehen unter dem Einfluss einer Saugung von Seiten der Sprossachse, wodurch sie einen Theil ihres Zellsaftes je nach den Umständen abgeben. Bei genügender Bewässerung wird auch den Kotyledonen von Seiten der Wurzeln Wasser zugeführt, welches sie bei mangelnder Feuchtigkeit an die Sprossachse wieder verlieren. Werden Kotyledonen in einem solchen Zustande abgeschnitten und in Wasser gelegt, so saugen sie sich voll und werden turgescent. Aeltere Kotyledonen lassen dann etwas Diastase austreten.

Es ist demnach wahrscheinlich, dass der Zellsaft, welcher aus den Kotyledonen in die Sprossachse übergeht, diastasehaltig ist. Werden die Kotyledonen abgeschnitten, so bewegen sich die Diastasemicellen in den Zellwänden oder von Zelle zu Zelle nach dem oberen Theil der Sprossachse, wodurch in deren unterem basalen Theil der Diastasegehalt sinkt. Die in den Zellen schon vorher enthaltene Diastase ist stabiler, weshalb auch der Gehalt im hypokotylen Glied

sich weniger ändert. Dass die Diastase dem Stoffwechsel unterliegt, ist darum nicht ausgeschlossen; so liegt die Möglichkeit vor, dass sie nach Bedarf von irgend einer lebenden Zelle aufgenommen werden kann und zur Lösung von transitorischer Stärke verwendet wird; dabei kann im Innern des Plasmas jeder Zelle immer noch Diastasebildung eintreten.

Die Bewegung der Diastase wird, wie dies für den Zucker geschieht, durch den Verbrauch regulirt. Da derselbe bei der Auflösung von transitorischer Stärke nicht sehr erheblich ist, wird auch jene nur gering sein. Daher finden wir, dass die abgeworfenen Kotyledonen gewöhnlich immer noch unverbrauchte Diastase enthalten (allerdings auch Reste von Stärke und Glycose). Anders verhält es sich im wachsenden Gewebe. Hier findet eine Anhäufung von Diastase statt, welche wahrscheinlich bei der Bildung der Gefässe zur Auflösung von Querwänden etc. verbraucht wird; denn wie wir oben sahen, vermag die Diastase gewisse Celluloseformen aufzulösen, wenn sie in grösserer Concentration einwirkt.

Leider sind wir über diesen Punkt im Unklaren. Die Fragen, welche Producte bei der Einwirkung von Diastase auf Cellulose entstehen und ob die Auflösung der letzteren einer bestimmten Diastaseart zuzuschreiben ist, sind noch ungelöst.

Das Resultat lässt sich mit kurzen Worten dahin zusammenfassen:

Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich die Diastase (oder eine bestimmte Art derselben) bei der Keimung in ähnlicher Weise verhält wie der Zucker. Als sicher kann hingestellt werden, dass die Diastase zu den diffusionsfähigen Körpern gehört.

Zum Schlusse entledige ich mich der angenehmen Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Prof. Dr. Schwendener, für die Unterstützung, die er mir an Material in reichlichem Maasse zu Theil werden liess, meinen hochachtungsvollsten Dank auszusprechen.

Figuren-Erklärung.

Tafel XIX.

Fig. 1. Schnitt von einem Perispermstück aus dem Samen von Canna indica. Dasselbe befand sich sechs Tage in Diastaselösung. Vergr. 350.

Fig. 2. Ein ähnlicher Schnitt von einem Perispermstück, welches ebenso lange in Wasser lag. Dazwischen corrodirte Stärkekörner bei stärkerer Vergrösserung, ca. 500.

Fig. 3. Schnitt von dem Endosperm eines Maiskorns, welches sich in Diastaselösung befand.

Fig. 4 und 5. Schnitte aus dem Mark der Platane, von Stengelstücken, welche der Länge nach durchschnitten waren und sich in Diastaselösung befanden. Fig. 5 nach 5tägiger und Fig. 4 nach längerer Einwirkung.

Fig. 6. Eine Zelle aus dem Keimblatt eines Samens von Phaseolus multiflorus, welches sich längere Zeit in Diastaselösung befand.

Tafel XX.

Fig. 7. Schnitt von einem Endospermstück eines Dattelkerns, welches in trockenem Zustande in Diastaselösung gebracht wurde. Nach 5tägiger Einwirkung zeigten sich in den verdickten Wandungen die dargestellten Streifen und Spalten.

Fig. 8. Ein Schnitt mit Trockenspalten. Die Zellen sind quer zum Längsdurchmesser durchschnitten.

Fig. 9 stellt einen Schnitt von einer ausgelaugten Zellwand dar, parallel zum Längsdurchmesser der Zelle und in radialer Richtung durchschnitten.

Fig. 10. Eine Zelle aus dem Endosperm eines Dattelkerns, parallel zum Längsdurchmesser durchschnitten. *a*, *b*, *c* . . . . *g* sind die verdickten Wandstellen, zwischen denen sich die Tüpfel befinden. Die drei kleinen Kreise stellen Tüpfel in der Flächenansicht gesehen dar. Der Schnitt wurde etwa fünf Wochen in Diastaselösung gehalten. Die Veränderungen, welche sich daran zeigten, sind dargestellt in den Fig. 11—16.

Fig. 17. Eine Zelle aus dem Blattstiel einer Begonia nach 48stündiger Einwirkung von Diastaselösung; an den collenchymatischen Verdickungen treten die Randlamellen scharf hervor.

Fig. 18 und 19. Dasselbe bei längerer Einwirkung. Das Collenchym schwindet allmählich, wobei eine feinkörnige Substanz zurückbleibt.

Fig. 20. Darstellung des relativen Diastasegehalts einer Keimpflanze von Phaseolus. Letztere ist als Abscisse gedacht. Die Ordinaten der Curve *a b c* geben den relativen Diastasegehalt für ihre Fusspunkte an, welche auf der Sprossachse der Keimpflanze liegen. Der 0-Punkt für den absoluten Diastasegehalt auf der *y*-Achse ist unbestimmt, da nur die Diastasewirkungen verglichen werden.

C sind die abgeschnittenen Kotyledonen.

Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen.

Zur Theorie der Blattstellungen.

Von

Hermann Vöchting.

Mit Tafel XXI—XXV.

Wenig Gegenstände der Morphologie haben eine so reiche Literatur aufzuweisen, wie die Lehre von den Blattstellungen. Seit der Zeit, in der durch die bahnbrechenden Untersuchungen Schimper's[1]) und Braun's[2]), sowie der Gebrüder Bravais[3]), das neue Gebiet erschlossen und gesetzmässige Beziehungen da gezeigt wurden, wo man sie vorher nicht angenommen hatte, ist bis in die jüngste Zeit ein Beitrag nach dem andern zum Ausbau der Lehre erschienen, theils von bloss thatsächlich bereichernder, theils von theoretischer und erklärender Natur. Wenn der Verfasser es wagt, dieser umfangreichen Literatur ein weiteres Blatt hinzuzufügen, so geschieht dies lediglich in dem Glauben, dass er die Sache von einer Seite betrachte, die ihm noch keine genügende Beachtung gefunden zu haben scheint. Indem wir unter Verweisung auf die einleitenden

1) K. Fr. Schimper, Beschreibung des Symphytum Zeyheri etc. Aus dem 28. Bande von Geiger's Magazin für Pharmacie besonders abgedruckt. Heidelberg 1835, S. 49 ff.

2) A. Braun, Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen. Nova Acta A. C. L.-C. G. N. C. Tom. XV, 1.

3) L. und A. Bravais, Ueber die geometrische Anordnung der Blätter und Blüthenstände. Uebersetzt von Walpers. Breslau 1839.

Capitel in de Candolle's[1]) und Schwendener's[2]) Arbeiten hier auf eine historische Darstellung verzichten, heben wir in aller Kürze nur Folgendes hervor. Ein Theil der bisher ausgeführten Untersuchungen, und zwar der bei Weitem grössere, sucht die thatsächlich vorkommenden Verhältnisse festzustellen, und die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen dadurch unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen, dass er mathematische, besonders geometrische Beziehungen unter ihnen aufdeckt und sie durch diese verbindet. — Eine zweite Gruppe betrachtet die Blattstellungen in Beziehung auf ihre Nützlichkeit für den Haushalt der Pflanze und bemüht sich einleuchtend zu machen, dass nur ein planmässig wirkender Gestaltungstrieb die offenbar vortheilhafte Ordnung herbeigeführt haben könne. — Wieder anders verfährt eine dritte Gruppe, deren Bestreben dahin geht, die zahlreichen Stellungsverhältnisse auf phylogenetischem Wege abzuleiten und dadurch dem Verständniss näher zu bringen. — Eine vierte und letzte Gruppe endlich ist bestrebt, für die verschiedenen Stellungen die wirkenden Ursachen nachzuweisen, sie auf mechanischem Wege zu erklären.

In den Arbeiten der vierten Gruppe, mit der wir es hier hauptsächlich zu thun haben, wird, wie in den drei übrigen, der Organismus so genommen, wie er sich unter normalen Bedingungen gestaltet. Die Ursachen der Stellungen werden in den Wechselbeziehungen der Glieder gesucht und auf constructive Weise abgeleitet. Es ist aber klar, dass noch ein anderer Weg eingeschlagen werden kann, die fraglichen Ursachen aufzudecken. Man kann den Körper unter wechselnde äussere Bedingungen bringen, dadurch die Stellung der Glieder verändern und aus dem Ergebniss der Versuche auf die die Veränderungen bewirkenden Ursachen schliessen. Ein Versuch in dieser experimentellen Richtung soll auf den nachfolgenden Blättern mitgetheilt werden.

Daneben verfolgt unsere Arbeit aber noch einen weiteren Zweck. In einer vor etwa 20 Jahren ausgeführten Untersuchung über die Morphologie und Histologie der durch ihren Formenreichthum ausgezeichneten Cacteen-Gruppe der Rhipsalideen[3]) wies ich auf die

1) C. de Candolle, Considérations sur l'étude de la Phyllotaxie. Genève, Bale, Lyon 1881.

2) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig 1878.

3) H. Vöchting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, herausgegeben von N. Pringsheim, Bd. IX,

Mannigfaltigkeit der bei diesen Pflanzen vorkommenden Blattstellungsverhältnisse überhaupt, sodann auf deren Verschiedenheit innerhalb der Sprosse derselben Art hin [1]). Es wurde gezeigt, dass durch ungleiches Längenwachsthum verschiedener Stengelseiten an einer Pflanze Sprosse von ungleicher Form erzeugt werden, dass ferner durch den gleichen Umstand aus ursprünglich regelmässigen völlig regellose Stellungen entstehen können. So wurde, um ein Beispiel zu nennen, am Spross der Rhipsalis funalis, der runden Querschnitt und radiären Bau besitzt, im jugendlichen Zustande das Verhältniss $\frac{3}{8}$ festgestellt, während das ausgebildete Glied keinerlei Ordnung erkennen lässt. — Auch der wichtigen Erscheinung wurde bei mehreren Arten gedacht, dass an einem und demselben Laubsprosse verschiedene Stellungen aufeinander folgen. Ich hatte den Eindruck erhalten, dass die für ähnliche Erscheinungen auf anderen Gebieten aufgestellten Erklärungen hier nicht zuträfen, und es schien mir daher der Mühe werth, diesen Verhältnissen etwas weiter nachzugehen, als es früher geschehen war.

In der genannten Arbeit wurde ferner versucht, die Arten mit alaten Sprossformen von den mit mehrkantigen phylogenetisch abzuleiten. Ich nahm an, dass bei dem Umgestaltungsvorgange die Wirkung des Lichtes eine grosse Bedeutung gehabt habe. Wurde damals aber dieser Einfluss wesentlich phylogenetisch gedacht, so führte die öftere Betrachtung der Objecte später zu der Vorstellung, dass er sich wahrscheinlich auch in der Ontogenese beständig geltend mache, ja dass die Gestalt jener geflügelten Sprossformen der Hauptsache nach von der Wirkung des Lichtes abhänge. Die Entscheidung dieser Frage durch den Versuch wurde demnach

---

Leipzig 1873—74, S. 327 ff. In dieser Arbeit wurden auch die wichtigsten biologischen Verhältnisse besprochen.

1) Ueber die interessanten Blattstellungsverhältnisse anderer Cacteen machte schon vor langer Zeit A. Braun wichtige Angaben (Tannenzapfen S. 70, 131, 133, 135 und besonders S. 141 ff.). Er beschreibt nicht nur die Mannigfaltigkeit der zum Theil complicirten und seltenen Verhältnisse, sondern erwähnt auch des Wechsels der Stellungen an den Sprossen derselben Art, vor Allem des Wechsels von quirliger und schraubiger Stellung.

Dass sich an einem und demselben Sprosse die Zahl der Zeilen ändern kann, wurde auch schon von A. P. de Candolle für Cereus speciosissimus, peruvianus, tetragonus u. s. w. beschrieben. (Revue de la famille des Cactées. Mémoires du Muséum etc. tome 17, Paris 1828, S. 41 u. 55.)

als weitere Aufgabe hingestellt. Allein bei den ersten, der eigenen Orientirung halber angestellten Versuchen ergab sich, dass die Rhipsalis-Arten nur theilweise zur Lösung der Aufgabe geeignet sind. Der Blick richtete sich daher alsbald auf die Gattung Phyllocactus. Auch bei dieser thut ja die Natur den bedeutsamen Schritt, das Blatt, dem sie bei den typischen Cacteen seine assimilatorische Function und damit seine Ausbildung genommen, im flachen Sprosse gleichsam wieder erstehen zu lassen. Ihrer kräftigen Gestalt und grösseren Widerstandsfähigkeit wegen erwiesen sie sich als besonders günstig, und wurden daher zu den eigentlichen Objecten der Untersuchung.

Sie erforderten eine nähere Behandlung auch darum, weil schon Hofmeister[1]) für Phyllocactus phyllanthoides Del. behauptet hatte, die Gestalt der horizontalen und stärker geneigten Sprosse werde durch die in der Lothlinie wirkenden Kräfte beeinflusst. Seine Angabe hat folgenden Wortlaut:

„Noch augenfälliger ist ein analoges Verhalten zur Lothlinie einiger der Gewächse mit blattähnlich ausgebildeten Seitenzweigen. Ihre aufrechten oder nur schwach gegen den Horizont geneigten Achsen niederer Ordnung sind von isodiametrischem Querschnitte. Die stärker gegen den Horizont geneigten Achsen werden stark verbreitert, sie verdicken sich ganz vorzugsweise nur in einer Richtung an zwei einander gegenüberliegenden Kanten. Die Verbreiterung erfolgt meist in der Art, dass die eine Fläche dem Zenith zugekehrt wird, so bei Cereus phyllanthoïdes Del., Xylophylla, Phyllocladus; seltener in einer Verticalebene; so bei Opuntia brasiliensis Haw. Mit der Aenderung der Form des Querschnitts ist in allen diesen Fällen, den letzten ausgenommen, die Aenderung der Blattstellung aus der gerade oder schräg-dreizeiligen in die zweizeilige verbunden.

Cereus phyllanthoïdes Del. hat mit dreizeiligen Stachelbüscheln besetzte, auf dem Querschnitt gleichseitig dreieckige verticale Achsen, deren seitliche Zweige platt, zweischneidig, auf dem Querschnitt von Form eines sehr stumpfwinkligen, gleichschenkligen Dreiecks mit nach oben gekehrtem Scheitelwinkel, oder noch häufiger von der eines von zwei sehr flachen, mit der Concavität einander zugewandten Kreisbögen begränzten Raumes sind. Die erstere Form bewahrt die

1) W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, Leipzig 1868, S. 612.

dreizeilige, die zweite erhält zweizeilige Stellung der Stachelbüschel, die Reihen sind den Kanten der Zweige eingefügt. Wird ein solcher platter Zweig als Steckling verwendet, so entwickelt sich eine seiner Seitenknospen oder seine Endknospe vertical aufwärts als gleichseitig dreikantiges Prisma."

Zu diesen Ansichten[1]) sei schon hier bemerkt, dass es mir nicht gelungen ist, einen Einfluss der in der Lothlinie wirkenden Kräfte, d. h. besonders der Schwerkraft, festzustellen, dass aber für die fraglichen Gestaltungsvorgänge das Licht von entscheidender Bedeutung ist.

Auffallender Weise hat Hofmeister die Scheitel der zwei- und dreizeiligen Sprosse des Cereus phyllanthoides und ähnlicher Gewächse nicht näher untersucht. Wäre dies geschehen, so hätten die Schlüsse, zu denen er in dem phyllotactischen Theile seiner Arbeit gelangte, vielleicht eine etwas andere Form erhalten.

Was die Ausführung der Versuche anlangt, so werden darüber wenige Worte genügen. Es handelte sich erstens um die Beantwortung der Frage, welchen Einfluss Licht und Dunkelheit haben. Hiernach war zu entscheiden, ob einseitig stärkere und allseitig gleiche Beleuchtung verschieden oder gleichartig wirken. Endlich war zu bestimmen, ob, wie Hofmeister angenommen, die in der Lothlinie wirkenden Kräfte thatsächlich für die Gestaltung der Sprosse in Betracht kommen. Dass und wie die zuletzt genannten Fragen mit Hülfe des Klinostats entschieden wurden, brauchen wir nicht näher auszuführen. Dagegen scheint es erforderlich, über die Verdunkelungsversuche eine Bemerkung zu machen.

Um einen Spross entweder gänzlich oder nur theilweise der Verdunkelung auszusetzen, wurde auf zweierlei Weise verfahren. Die erste bestand darin, dass das zu verdunkelnde Organ in ein von einem Stativ getragenes Glasrohr von genügender Weite geleitet wurde, das auf seiner ganzen Oberfläche von einer doppelten oder dreifachen Lage von Stanniol umhüllt und deren obere und untere Oeffnung ebenfalls durch Stanniol geschlossen waren, die

---

1) Die angeführten bilden nur Glieder aus einer grossen Reihe von Erscheinungen, die Hofmeister ohne nähere Untersuchung unbedenklich auf den Einfluss der in der Lothlinie wirkenden Kräfte glaubte zurückführen zu können. Dass diese Erklärung in vielen Fällen mit den Thatsachen nicht übereinstimmt, ist längst bekannt und braucht hier nicht näher erörtert zu werden.

letztere dadurch, dass das über den Rand des Glasrohres hinausreichende Stanniol dem Sprosse oder dem Substrat dicht angeschmiegt wurde. Dieses Verfahren wandte ich an, wenn der Versuch längere Zeit, 3—6 Monate oder noch länger, dauern sollte. War dagegen auf kürzere Dauer gerechnet, und handelte es sich bloss um die Verdunkelung des Scheitels, so wurde dem oberen Ende des Sprosses eine kapsel- oder mützenförmige Stanniolhülle aufgeschoben, deren Befestigung lediglich darin bestand, dass ihr unteres Ende dem Triebe fest angedrückt wurde (Taf. XXII, Fig. 1). Dieses einfache, praktische und deshalb häufig benutzte Verfahren hatte nur den einen Nachtheil, dass, wenn die Objecte der directen Sonnenbeleuchtung ausgesetzt waren, hier und da ein Spross in Folge der Erwärmung unter der angeschmiegten Stanniolhülle abstarb; doch geschah dies gewöhnlich erst spät, nach 2—3 Monaten, zu einer Zeit, wo die Versuche schon beendigt waren.

Gegen das beschriebene Verfahren liesse sich der Einwurf erheben, dass die höhere Temperatur, der die verdunkelten Sprosstheile zeitweise ausgesetzt waren, auf den Gestaltungsvorgang selbst eingewirkt habe und deshalb das gewonnene Resultat nicht rein sei. Um diesem Einwande zu begegnen, wurden die in der angegebenen Art behandelten Objecte auch an solchen Orten aufgestellt, wo die directen Sonnenstrahlen sie nicht trafen, und wo, wie Messungen lehrten, die Temperatur-Unterschiede in der Umgebung der beleuchteten und nicht beleuchteten Theile fast oder völlig gleich Null waren. Ferner ist zu bedenken, dass der Versuch bezüglich der hier in Betracht kommenden Punkte gleich verläuft, wenn man ihn bei sehr hoher oder bei niedriger Temperatur ausführt. Es stellt sich dasselbe Ergebniss ein, wenn der Spross einer täglichen Temperatur von 22—28° C. oder nur einer solchen von 12—18° C. ausgesetzt wird.

Einen zweiten Einwand könnte man darauf begründen, dass die verdunkelten Sprosse oder Sprosstheile einem andern Gasgemische ausgesetzt seien, als die beleuchteten. Man wolle jedoch erwägen, dass die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen überhaupt nicht zu der Annahme berechtigen, dass geringe Unterschiede in dem der Pflanze gebotenen Gasgemische einen gestaltenden Einfluss besitzen; sodann, dass in unseren Versuchen die Verschlüsse niemals ganz dicht waren und daher stets ein Gaswechsel stattfand; dass ferner

in den weiten Röhren die Sprosstheile sich in einem ihrem Umfange gegenüber grossen Raume befanden. Der Partiardruck des Sauerstoffs und der Kohlensäure wird daher nur wenig von dem der umgebenden Atmosphäre abgewichen haben. Und was für die Gase, das gilt, worauf kaum hingewiesen zu werden braucht, auch für den Wasserdampf.

Unsere Arbeit zerfällt in zwei Theile, einen experimentellen und einen sich daran schliessenden entwickelungsgeschichtlichen und theoretischen. Da zum Verständniss des Ganzen eine genaue Kenntniss der Form der untersuchten Objecte erforderlich ist, so wurden die einzelnen Abschnitte mit den nothwendigen Bemerkungen darüber eingeleitet.

I. Experimenteller Theil.

Phyllocactus Form I[1]).

Die Form der Sprosse dieser Pflanze zeigt beachtenswerthe Verschiedenheiten. Als am häufigsten vorkommende Gestalt darf die

---

1) Ueber die Gestalt der Phyllocactus- und der ihnen habituell ähnlichen Cerëus-Sprosse im Allgemeinen ist auch zu vergleichen: Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Theil, Marburg 1889, S. 94 ff. In dieser wesentlich den sogenannten biologischen Verhältnissen der Cacteen gewidmeten Arbeit wird auch der Uebergang des mehrkantigen in den zweiflügeligen Spross näher erörtert. Es wird angenommen, dass sich dabei einzelne Kanten auf Kosten der andern vergrössern: „Schon innerhalb der „kantigen“ Cereus-Arten lassen sich nämlich Beispiele auffinden, in welchen eine Verminderung der Kantenzahl stattfindet, wobei sich offenbar einzelne Kanten auf Kosten der anderen vergrössern.“ Genauere Angaben darüber, wie dieser Vorgang stattfinden soll, wie sich besonders die Verhältnisse am Vegetationspunkte gestalten, werden jedoch nicht gemacht. — In einer Notiz am Schlusse seiner Arbeit verweist der Autor auch auf meine Untersuchungen über die Rhipsalideen und knüpft daran einige kritische Bemerkungen, auf die einzugehen sich an anderem Orte Gelegenheit bieten wird. Doch sei schon hier constatirt, dass Goebel's Beschreibung des Baues und der Gliederung der Rhipsalis-Sprosse mit der von mir früher gegebenen in den wesentlichen Punkten vollkommen übereinstimmt.

Hinsichtlich der Uebergänge von mehrkantigen Sprossen zu solchen mit weniger Kanten oder umgekehrt von Gliedern der letzteren Art zu denen der ersteren sei noch einmal auf die schon früher citirten Angaben von de Candolle und A. Braun verwiesen.

in Fig. 1, Taf. XXI dargestellte bezeichnet werden. (Den Querschnitt einer solchen Form zeigt Fig. 6 auf Taf. XXIII.) An ihr sind die Blätter, mit Ausnahme einiger basalen, auf der ganzen Länge nach $\frac{1}{2}$ angeordnet; das ganze Gebilde ist mit zwei breiten Flügeln versehen. Neben dieser tritt eine zweite Form auf, an der die Blätter in drei Zeilen stehen und das Glied dementsprechend drei Flügel aufweist (Taf. XXI, Fig. 2, dazu der Querschnitt Fig. 9 auf Taf. XXIII). In beiden Fällen fängt die Stellung gewöhnlich mit einem höheren Verhältniss an; die basalen Blätter sind bald nach $\frac{2}{5}$, bald nach alternirender $\frac{1}{3}$-Stellung geordnet. Das anfängliche Verhältniss lässt sich dann mit Sicherheit feststellen, wenn es bis zu einiger Entfernung von der Ansatzstelle erhalten bleibt. Geschieht dies dagegen, wie an dem in Fig. 1, Taf. XXI gezeichneten Sprosse, nicht, dann kann man nur bestimmen, dass die spätere von der ursprünglichen Ordnung abweicht, während die Divergenz der letzteren nicht mehr ableitbar ist.

Zwischen den beschriebenen beiden Sprossformen giebt es mancherlei Uebergänge. Die eine Rippe des dreizeiligen Gliedes kann in höherer oder tieferer Region aufhören, und der Spross dadurch regelmässig zweizeilig werden, dass der eine der beiden bleibenden Flügel sich so weit dreht, dass die Divergenz 180° beträgt (Taf. XXI, Fig. 4). — Fängt der Spross mit sechs Zeilen an, so gestaltet sich der Uebergang zu $\frac{1}{3}$-Stellung gewöhnlich in der Art, dass drei alternirende Zeilen wegfallen. Soll der Wechsel von $\frac{2}{5}$- in $\frac{1}{3}$-Stellung stattfinden, dann hören meistens zwei um 288° von einander entfernt liegende Zeilen auf, und von den bleibenden beschreiben zwei oder alle drei so weit gehende scheinbare Torsionen, dass ihre Divergenz $\frac{1}{3}$ darstellt (Taf. XXI, Fig. 4).

An seiner Basis hat jedes Glied annähernd kreisrunden Querschnitt. Dieser gestaltet sich aber in der Regel rasch zu einem solchen, der seiner Blattstellung entsprechend fünf oder sechs stumpfe Kanten zeigt. Von ihnen gehen dann zwei oder drei allmählich in die breiten, den fertigen Spross kennzeichnenden Flügel über.

Unsere Pflanze hat nach Allem zweierlei Sprossformen, radiär gebaute drei- und bilateral-symmetrisch gestaltete zweizeilige. Beide aber besitzen anfänglich radiären Bau, den die einen behalten, während ihn die anderen verlieren. Die Bilateralität ist hier jedoch noch von geringer Ausbildung und ungleich weniger ausgesprochen,

als bei der nächsten Form. Gerade dadurch aber gewinnt sie für uns besondere Bedeutung.

Eine kurze Erwähnung dürften auch die Stacheln verdienen. Sie entstehen normal in jeder Blattachsel und zwar in Mehrzahl, erreichen aber einen sehr wechselnden Grad von Ausbildung. Während sie im einen Falle lang werden, selbst bis zu 8 mm, bleiben sie im anderen so kurz, dass sie nur wenig über den Blattrand vorragen und erst bei näherer Betrachtung sichtbar werden. Zwischen diesen beiden Fällen giebt es alle Uebergänge an jeder Sprossform und selbst am einzelnen Sprosse. Die Ursachen, warum sie sich bald mehr, bald minder entwickeln, konnten bisher nicht nachgewiesen werden.

Neben den gewöhnlichen Sprossformen treten zuweilen abweichende Gestalten auf. So wurde in unseren Kulturen einmal das in Fig. 8 u. 6, Taf. XXI wiedergegebene Glied beobachtet, dessen vier gerade Rippen nur mässig vortraten, dafür aber ebenso wie die inneren Theile fleischiger waren, als die der normalen Sprosse. Fast alle Blattachseln waren mit wohl ausgebildeten Stachelbüscheln versehen. Dieser Spross glich auffallend einem Cereus aus der Gruppe der Speciosi.

Eine weitere seltsame Gestalt stellt Fig. 9, Taf. XXI dar. Das Glied besass in seiner unteren Hälfte $\frac{1}{2}$-Stellung und zwei breite Flügel. An deren Stelle traten weiter oben auf jeder Seite je zwei Flügel, links zwei, die in weiterer, rechts zwei, die in geringerer Entfernung von einander standen. Von den vier Zeilen hörten aber zwei wieder auf, während der Spross sich stark verschmälerte und bald kreisrund wurde. Diese Form des Stengels und die Stellung der Blätter blieben auf längerer Strecke erhalten, bis endlich in der Nähe des Scheitels die Ordnung in $\frac{2}{5}$ überging und damit im Zusammenhange fünf wenig vorspringende Kanten gebildet wurden[1]).

---

1) Die im Nachfolgenden mitgetheilten Untersuchungen berechtigen zu der Annahme, dass die ungewöhnliche Gestalt dieses Sprosses durch besondere äussere Bedingungen verursacht wurde. Vielleicht ist es gestattet, hier zu erwähnen, wie ich zu der Form I gelangte. Auf einem Gange durch ein Dorf in der Nähe Tübingens gewahrte ich vor mehreren Jahren an dem Fenster eines Bauernhauses eine reichverzweigte Phyllocactus-Pflanze, deren Glieder mir für die experimentelle [illegible] geeignet erschienen. Auf meine Bitte schnitt mir der [illegible] von Sprossen ab, darunter auch das oben beschriebene

Die beiden eben besprochenen Glieder waren aber nur von kurzer Lebensdauer. Das erste starb nach etwa 18 Monaten bis auf einen basalen Theil ab; während das andere nicht einmal dieses Alter erreichte. Kein anderer Spross an den beiden Mutterpflanzen ging so frühzeitig zu Grunde.

Die sämmtlichen erörterten Verhältnisse legen die Vermuthung nahe, dass unsere Phyllocactus-Form der vielgestaltigen Gruppe von Bastarden[1]) angehöre, die vor langer Zeit aus der Verbindung des Cereus speciosissimus DC. oder einer ähnlichen Art mit Phyllocactus phyllanthoides (DC.) Lk. gewonnen wurden, und die sich einer grossen Verbreitung in weiten Volksschichten erfreuen. Das vorhin beschriebene Cereus-artige Glied stellt wahrscheinlich eine Rückschlagsbildung zu dem einen der Eltern dar. Meine Hoffnung, dieses zum Blühen zu bringen und dadurch das Verhältniss genauer festzustellen, ging nicht in Erfüllung, da es, wie gesagt, früh abstarb. Dem Aeusseren nach erinnern diese Rückschläge lebhaft an die bei dem bekannten Cytisus Adami Poit. vorkommenden.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass, wenn man den einzelnen Spross als Steckling verwendet, er seine ersten Seitenglieder am basalen Ende erzeugt. Der Mehrzahl nach entspringen diese dicht über der Erdoberfläche; weniger gehen sie aus dem mit Erde bedeckten Theile hervor. Erst später bilden Muttenspross und Tochterglieder in höherer Region Seitentriebe.

Nach diesen Vorbemerkungen gelangen wir zur Besprechung der Versuche.

Die Enden junger, im Wachsthum begriffener Sprosse, deren Blätter längst $\frac{1}{2}$-Stellung angenommen hatten und deren Flügel mehr oder minder weit ausgebildet waren, wurden auf die früher beschriebene Weise verdunkelt. Als Wirkung ergab sich Folgendes. Die sich Anfangs im Dunkeln entwickelnden Theile waren gelblichgrün, die dann folgenden gelb und die späteren weiss. Die Breite der Flügel nahm allmählich ab, bis der Querschnitt des Gliedes endlich ganz oder beinahe kreisrund wurde (Taf. XXIII, Fig. 7).

abnorm gebaute. Aller Wahrscheinlichkeit nach hat bei seiner Gestaltung die mangelhafte Beleuchtung in dem mit kleinen Fenstern versehenen, niedrigen Zimmer wesentlich mitgewirkt.

1) Vergl.: W. O. Focke, Die Pflanzenmischlinge, Berlin 1881, S. 183.

Die neu angelegten Blätter waren noch längere Zeit nach $\frac{1}{2}$-Stellung geordnet, später aber veränderte sich das Verhältniss regelmässig und ging in $\frac{1}{3}$ über (Taf. XXI, Fig. 11; Taf. XXII, Fig. 3). Die Zahl der im Dunkeln noch nach $\frac{1}{2}$ gestellten Blätter war verschieden und ebenso die Zeit, die unter gleichen äusseren Bedingungen bis zum Auftreten der neuen Ordnung verlief. Diese konnte 6 Wochen, aber auch $2^1/_2$ Monate und selbst noch mehr betragen. In mehreren darauf untersuchten Fällen wurden im Dunkeln noch 16 bis 18 Blätter nach $\frac{1}{2}$-Stellung gebildet, in anderen selbst etwas mehr, doch schien es, als würde diese Zahl niemals beträchtlich überschritten. Der Versuch wurde zehnmal angestellt und lieferte stets dasselbe Resultat.

Besonders hervorgehoben sei die Thatsache, dass die im Dunkeln erzeugten Internodien kürzer bleiben als die im Hellen gebildeten, doch ist das Verhältniss zwischen beiden individuell verschieden. An dem in Fig. 11, Taf. XXI abgebildeten Sprosse besassen die Internodien des beleuchteten Theiles etwa 8 mm Länge, während die des verdunkelten ungefähr die Hälfte maassen. Dagegen zeigt Fig. 2, Taf. XXII einen Fall, in dem die der beleuchteten Strecke 12—14 mm, die der verdunkelten nur etwa 3 mm Länge hatten. In diesem Umstande liegt ein wichtiger Unterschied zwischen den Sprossen der Phyllocactus-Formen und den der gewöhnlichen krautigen Gewächse, deren Internodien sich im Dunkeln meist beträchtlich verlängern.

Nachdem es gelungen war, die $\frac{1}{2}$-Stellung der Blätter in $\frac{1}{3}$ überzuführen, entstand die Frage, ob sich nicht auch das nächste Verhältniss, $\frac{2}{5}$, oder ein noch höheres werde herstellen lassen. Der Versuch gab hierauf aber eine verneinende Antwort. Obwohl einzelne Sprosse genöthigt wurden, im Dunkeln 50 und selbst 60 Blätter zu bilden, so blieb deren Stellung doch stets $\frac{1}{3}$; niemals wurde der Uebergang in ein höheres Verhältniss beobachtet[1]).

Da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen war, dass unter dem Einfluss des Lichtes entwickelte dreizeilige Glieder sich anders ver-

1) Wir wollen nicht unterlassen, schon hier zu bemerken, dass der bei dieser Form nicht gelungene Versuch, die $\frac{1}{2}$- und $\frac{1}{3}$-Stellung in $\frac{2}{5}$ oder ein höheres Glied der Hauptreihe überzuführen, bei einer anderen von Erfolg begleitet war. Vergl. das unter Phyllocactus Form III Gesagte.

hielten als die im Dunkeln erzeugten, so wurde der Versuch noch dahin verändert, dass Sprosse der ersteren Art an ihren Enden mit Stanniolhüllen umgeben wurden. Allein auch sie veränderten ihre Stellung nicht. Bei der Ausführung dieses Experimentes ist aber darauf zu achten, dass die jüngsten Blätter des wachsenden Scheitels nicht eben $\frac{1}{2}$-Stellung angenommen haben; denn wenn das geschehen, so bleibt diese Ordnung auch im Finstern zunächst noch erhalten und geht erst später wieder in $\frac{1}{3}$ über (Taf. XXII, Fig. 2).

Wenn man durch Verdunkelung die zweizeilige Stellung in die dreizeilige verwandeln kann, dann lässt sich erwarten, dass die letztere durch Wiederbeleuchten der Sprosse in die erstere zurückgeführt werden könne. Setzt man die vergeilten Triebe, anfänglich unter Anwendung aller Vorsichtsmassregeln, der täglichen Beleuchtung aus, so beginnen sie zunächst zu ergrünen, sodann die neuangelegten Internodien allmählich zu verlängern und unter den Blattreihen mehr und mehr vortretende Rippen zu erzeugen (Taf. XXI, Fig. 3; Taf. XXII, Fig. 2 u. 3; dazu die Querschnitte Taf. XXIII, Fig. 10 u. 8). Die Blattstellung wird dabei in der ersten Periode nicht verändert, geht aber später an einzelnen Gliedern in der That in $\frac{1}{2}$ über, indess an anderen die $\frac{1}{3}$-Ordnung dauernd beibehalten wird. Taf. XXII, Fig. 2 giebt den einen, Taf. XXI, Fig. 3 und Taf. XXII, Fig. 3 zeigen den anderen Fall. Gelegentlich kommt es vor, dass der Spross, nachdem er dem Licht ausgesetzt worden, bald im Wachsthum still steht. Dann erhält man Formen mit unentwickelten Flügeln, wie die in Taf. XXI, Fig. 11 dargestellte.

Die Thatsache, dass nicht alle Sprosse unter dem Einflusse des Tageslichtes zur $\frac{1}{2}$-Stellung zurückkehren, überrascht nicht, wenn man bedenkt, dass normal unter den gleichen Bedingungen neben den zwei- auch die dreizeiligen Glieder gebildet werden.

Nachdem wir den Einfluss der Beleuchtung und Verdunkelung auf die blattbildende Thätigkeit des Vegetationspunktes unserer Sprosse festgestellt haben, drängt sich die Frage auf, worin dieser Einfluss bestehe. Offenbar sind hier zunächst zwei Möglichkeiten offen. Entweder macht sich die Wirkung der äusseren Bedingungen auf die Blattstellung direct geltend, oder diese wird erst indirect, in Folge der Veränderungen, welche der Spross, besonders dessen unterhalb des Vegetationspunktes gelegenen Theile, durch Licht oder Dunkelheit zuvor erfahren, beeinflusst. Diese Frage konnte bisher

nicht definitiv entschieden werden, doch sprechen verschiedene Thatsachen dafür, dass das letztere der Fall sei, dass die Blattstellung erst secundär durch die fraglichen Veränderungen am Spross bestimmt werde. Das Genauere darüber können wir erst später mittheilen.

Die bisher erörterten Verdunkelungsversuche wurden mit Sprossen angestellt, die noch im Wachsthum begriffen waren. Unsere Pflanze aber und, was gleich bemerkt werden mag, auch mehrere andere darauf geprüfte Formen derselben Gattung, gestatten eine nicht unwichtige Erweiterung des Experiments. Die Glieder haben normal begrenztes Wachsthum. Nach dessen Abschluss verharrt der Vegetationspunkt noch längere Zeit im Zustande des Theilungsgewebes; was später aus ihm wird, ob er in Dauergewebe übergeht oder abgestossen wird, wurde nicht untersucht. Umgiebt man nun die Enden solcher fertigen, aber mit ruhenden Vegetationspunkten versehenen Sprosse mit Stanniolhüllen, so werden dadurch die Scheitel zu neuer Entwickelung angeregt. Zunächst entstehen einige Wurzeln und bald darauf gewahrt man die Streckung der Axe. Die Stellung der ausgebildeten Blätter stimmt anfangs mit der der vorausgehenden älteren überein. War die Ordnung $\frac{1}{3}$, so bleibt diese auch später erhalten, war sie $\frac{1}{2}$, so geht sie, entsprechend unsern früheren Erfahrungen, in $\frac{1}{3}$ über. Alles Weitere bedarf keiner Erörterung.

Nunmehr entstand die Frage, ob sich auch Achselsprosse durch blosse Verdunkelung zu neuem Wachsthum zwingen liessen. Um einzelne ausgewachsene Sprosse wurden in deren mittlerer Region Stanniolbänder gelegt, die 4—6 Achselknospen bedeckten. Durch dichtes Anschmiegen der Bänder erreichte man eine so starke Verdunkelung, dass das Grün darunter bald beträchtlich heller wurde, als an den beleuchteten Orten. In keinem Falle aber gestalteten sich die Achselsprosse unter den Streifen zu Trieben.

Der Umstand, dass der ruhende Sprossscheitel sich durch blosse Verdunkelung zu neuem Wachsthum anregen lässt, beansprucht einiges Interesse. Nur unter dem Einfluss der täglichen Beleuchtung schliesst der Spross sein Wachsthum ab, während er es im Finstern auf unbestimmte Zeit fortsetzt. Durch lange dauernde Verdunkelung des Scheitels wurden Gestalten erzeugt, die bis zu 56 cm Länge und über 120 Blätter besassen. Sie waren etwa $4^1/_2$ mal so lang, als einige normale dreiflüglige Glieder von mittlerer Länge, die mit 20—30 Blättern besetzt waren, und etwa doppelt so lang,

als die längsten Glieder, die in den Culturen unter normalen Bedingungen vorkamen. Wie weit sich die Verlängerung der Sprosse auf diese Weise treiben lässt, ob und wann im Dunkeln ein Wachsthumsabschluss eintritt, wurde bisher nicht untersucht und soll noch festgestellt werden. Versuche zur Aufhellung der besonderen Wirkung, welche die Verdunkelung auf den in Ruhe übergegangenen Scheitel ausübt, stehen ebenfalls noch aus.

Als der fragliche Einfluss der Verdunkelung zum ersten Male beobachtet wurde, erregte er mein Bedenken über eine, bei anderer Veranlassung geäusserte Ansicht. Nach früheren Untersuchungen[1]) übt das Licht eine hemmende, Verdunkelung eine fördernde Wirkung auf die Bildung von Wurzelanlagen aus, und es konnte als wahrscheinlich hingestellt werden, dass hinsichtlich der Knospenbildung das umgekehrte Verhältniss stattfinde. Hiermit schien die neue Erfahrung im Widerspruch zu stehen. Allein der Umstand, dass die Achselknospen unserer Pflanze durch Verdunkelung nicht zum Wachsthum angeregt werden, sowie später zu besprechende Versuche mit Rhipsalis paradoxa, lehren, dass das Verhalten der Sprossscheitel des Phyllocactus eine besondere Erscheinung darstellt, die der Richtigkeit der eben erwähnten Ansicht nicht im Wege steht.

An die bisher gewonnenen Thatsachen knüpfen sich einige weitere Fragen.

Zunächst ist festzustellen, ob die Entwickelung der Flügel direkt vom Licht abhängig ist, oder ob sie indirekt durch den Einfluss dieses Agens auf den Vegetationspunkt bewirkt wird. Diese Frage liess sich entscheiden. Ein junger Spross, dessen $\frac{1}{2}$-Stellung im Dunkeln in $\frac{1}{3}$ übergegangen war, wurde in seinem oberen Theile mit einer eng anliegenden, etwa 9 cm langen Stanniolhülle umgeben, die aber so weit geöffnet war, dass der Vegetationspunkt mit den ihn zunächst umgebenden Theilen beleuchtet wurde. Mit dem Längenwachsthum des Sprosses Schritt haltend, wurde die Hülle nach und nach emporgeschoben. Unter diesen Bedingungen ergrünte die Scheitelregion, ihre älteren Theile aber, da sie jeweilig verdunkelt wurden, verwandelten ihre grüne Farbe in ein gelbliches

1) H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich, I, Bonn 1878, S. 146 ff.

Weiss. Der Versuch wurde durch Sommer und Herbst fortgesetzt, und es fand ein Zuwachs von mehr als 12 cm statt. Auf der ganzen Strecke aber blieb der Spross fast rund, die Rippen traten nur unmerklich vor. Sobald dagegen am Schlusse des Versuches dem Scheitel gestattet wurde, über die Hülle hinauszuwachsen und sich frei zu entwickeln, nahmen die Flügel rasch an Breite zu und gewannen allmählich normale Form. Es ist somit die direkte und constante Wirkung des Lichtes auf die Flügel zu deren normalem Wachsthum erforderlich; die blosse Beleuchtung des Vegetationspunktes genügt dazu nicht.

Der eben gewonnene Schluss bedarf aber noch einer Ergänzung, die sich zwar von selbst zu verstehen scheinen mag, nichtsdestoweniger besonders hervorgehoben werden muss. Die blosse Einwirkung des Lichtes neben sonst günstigen äusseren Bedingungen genügt allein noch nicht, um die Flügelbildung zu bewirken, es ist dazu vor allem eine innere Disposition erforderlich. Dies erhellt deutlich aus der Thatsache, dass die basalen Theile junger Sprosse unter normalen Bedingungen nicht selten auf längerer Strecke fast stielrund bleiben oder nur schwache Flügelansätze erzeugen, während andere alsbald ihre breiten Rippen entwickeln. (Taf. XXI, Fig. 7 und 10, die zwei an derselben Pflanze gleichzeitig entstandene junge Glieder darstellen.) Jene Erscheinung nimmt man besonders an den längeren Sprossen wahr, die manchmal in der Nähe des Bodens entspringen. — Die angegebenen Beobachtungen zeigen aber nicht nur die fragliche Disposition, sondern lehren zugleich, dass diese selbst nicht durch die Wirkung des Lichtes hervorgerufen wird was ja, wenn man die Sache a priori betrachtet, als recht wohl möglich erscheinen könnte, sondern dass sie eine von dem Einflusse des Lichtes unabhängige innere Eigenschaft ist.

An unser vorhin erörtertes Experiment aber schliesst sich alsbald ein weiteres Problem: Kann man auch die Entwickelung des einzelnen Flügels durch Verdunkelung beeinflussen, wenn auch nicht gänzlich, so doch theilweise hemmen, und damit ein asymmetrisches Gebilde herstellen? Die zur Entscheidung dieses Punktes angestellten Versuche führten bisher zu keinem völlig befriedigenden Ergebniss, auf dessen Beschreibung wir daher an diesem Orte um so mehr verzichten dürfen, als die Untersuchung in anderer Richtung noch fortgesetzt wird.

Nach dem eben Besprochenen harrt alsbald eine weitere Frage der Erledigung. Diese betrifft die Orientirung der Fläche zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen. Offenbar sind hier zwei Möglichkeiten offen. Die Fläche kann entweder eine bestimmte Lage zur Strahlenrichtung annehmen, sich senkrecht oder parallel dazu stellen; oder sie kann sich beliebig orientiren, nur im Allgemeinen von dem Einfluss des Lichtes abhängig sein. Zur Entscheidung dieser Frage wurden zahlreiche Beobachtungen angestellt.

An den unter kräftiger Beleuchtung erwachsenen Pflanzen ist eine Regelmässigkeit in der Stellung der Glieder meistens nicht zu gewahren. Die zweizeiligen sind zwar gewöhnlich so orientirt, dass eine ihrer Flächen nach oben sieht, doch stehen diese nicht selten auch geneigt oder selbst senkrecht. Betrachtet man ferner solche geneigte oder horizontale Sprosse, die ursprünglich dreizeilig waren, später aber einen Flügel verloren, so findet man, dass dies bald auf der Ober-, bald auf der Unterseite geschah, und dass der zweiflügelige Theil sonach wieder eine seiner Flächen nach oben wandte. Daneben kommt es aber auch, jedoch seltener, vor, dass die schwindende Zeile einer der beiden Flanken angehört. — So lange die Objecte während des Sommers bei starker Beleuchtung im Gewächshause mit Glasdach beobachtet wurden, erhielt man nicht den Eindruck, als sei zwischen der Richtung des einfallenden Lichtes und der Orientirung der Sprossflächen eine engere Beziehung vorhanden, und noch weniger konnte eine solche zum Erdradius erkannt werden. Anders gestaltete sich das Urtheil, als das Verhalten der Pflanzen unter einseitiger und verminderter Beleuchtung verfolgt wurde.

Mehrere Pflanzen erhielten während des Winters ihren Platz an den Fenstern eines nach Westen gerichteten stets mässig geheizten Arbeitszimmers. Ihre Entwickelung stand niemals still, sondern setzte sich langsam fort, bis sie vom Februar an energischer wurde. Nunmehr stellte sich heraus, dass alle neu entstehenden Sprosse, deren Blattstellung schon früh in $\frac{1}{2}$ überging, ihre Flächen so orientirten, dass eine das Maximum von Beleuchtung empfing; stets fielen an der Basis die Zeilen aus, die nach vorn und hinten gerichtet waren. Es erwies sich dabei als gleichgültig, ob der Spross aufrechte oder mehr oder weniger geneigte Stellung annahm. An den Gliedern mit geneigter Lage waren die Kanten nach oben

und unten gerichtet, ein Beweis, dass die Schwerkraft entweder keinen, oder, wenn er vorhanden sein sollte, einen gegenüber der Lichtwirkung gänzlich zurücktretenden Einfluss ausübt.

Von den verschiedenen beobachteten Fällen gewährte einer soviel Interesse, dass seine besondere Besprechung begründet sein dürfte. Ein senkrecht nach oben gerichteter Spross, dessen Blattstellung durch Verdunkelung von $\frac{1}{2}$ in $\frac{1}{3}$ übergeführt worden, wurde der einseitigen Beleuchtung am Fenster ausgesetzt, so zwar, dass die eine Zeile dem Fenster zugekehrt war, während sich die beiden anderen unter Winkeln von etwa 30° der Zimmerseite zuwandten. Die Kanten nahmen allmählich an Grösse zu, aber in ungleicher Weise; die dem Fenster zugekehrte entwickelte sich stärker als die beiden anderen, welche im Wachsthum ungefähr gleichen Schritt hielten. Dabei fand eine so weit gehende Torsion der letzteren statt, dass ihre Flächen dem Fenster annähernd parallel gerichtet waren. Als die Grössenunterschiede zwischen den Flügeln den Höhenpunkt erreicht hatten, besass der Querschnitt den in Fig. 15 auf Taf. XXIII gezeichneten Umriss. Die Entfernung vom äusseren Ende des grösseren, in der Figur nach oben gerichteten Flügels bis zur gegenüber liegenden Stammseite betrug 13,5 mm, während die kleineren Flügel nur ein entsprechendes Maass von 11,5 mm aufwiesen. Als naheliegende Erklärung für diesen Unterschied ergiebt sich der Umstand, dass der dem Fenster zugewandte Flügel auf beiden Seiten annäherd gleich stark beleuchtet war, während die zwei anderen nur auf je einer Seite directe Bestrahlung erfuhren. Diese zwar war in Folge der zur Fensterfläche beinahe parallelen Stellung der Seite intensiver, im Ganzen jedoch offenbar geringer als die der vorderen Rippe auf beiden Seiten zu Theil werdende.

Um so überraschender war die Thatsache, dass später am Vegetationspunkte die der stärkeren Rippe angehörende Blattzeile ausfiel, und der Spross von da an einen zweiflügeligen, dem Fenster parallel gerichteten, flachen Körper darstellte (vergl. Fig. 3, Taf. XXI, die den Trieb, von der Fensterseite aus betrachtet, wiedergiebt). Mehr als alle anderen offenbart diese Erscheinung das Bestreben unserer Pflanze, unter dem Einfluss des Lichtes nicht nur blattartige Sprosse zu erzeugen, sondern diese auch gleich durch den Gestaltungsprocess in die für die Beleuchtung günstigste Stellung zu bringen. Man wolle dazu auch den dasselbe lehrenden Seitenspross beachten, der,

wie das Mutterorgan, in seiner natürlichen aufrechten Lage gezeichnet wurde.

Indem wir auf die Anführung weiterer Einzelheiten verzichten, glauben wir noch einmal besondern Nachdruck auf die Thatsache legen zu sollen, dass bei dem unter einseitiger Lichtwirkung stattfindenden Uebergange eines mehrzeiligen Sprosses in einen zweizeiligen geflügelten die Zeilen ausfallen, welche der Lichtquelle zu- und abgewandt sind, die demnach die stärkste und die schwächste Beleuchtung erfahren.

An unsere letzten Experimente aber knüpft sich schliesslich die Erörterung noch eines Punktes.

Hat die Richtung der Lichtstrahlen, wie wir gesehen, einen Einfluss auf die Orientirung der Sprossfläche, dann entsteht die Frage: Was wird geschehen, wenn man die werdenden Sprosse mit Hilfe des Klinostats in langsame Drehung versetzt und damit unter allseitig gleiche Beleuchtung bringt? Werden auch dann zweizeilige Flachsprosse gebildet oder behalten die Glieder ihre ursprüngliche Blätterordnung und damit radiären Bau bei? Um darüber Klarheit zu erlangen, wurden verschiedene Versuche angestellt.

Das erste Experiment bestand darin, dass kleine Töpfe mit Pflanzen, deren junge Sprosse so weit entwickelt waren, dass ihre Blätter eben $\frac{1}{2}$-Stellung angenommen hatten, dicht an Westfenstern des Arbeitsraumes der langsamen Rotation um die verticale Achse ausgesetzt wurden. Die jungen Triebe hatten entweder aufrechte Stellung oder bei geneigter Lage eine solche Orientirung, dass ihre Flächen verticale Richtung einnahmen und somit abwechselnd stärker und schwächer beleuchtet wurden. Der Ort, an dem die Klinostaten mit den Objecten aufgestellt wurden, war derselbe, den die Pflanzen eingenommen hatten, deren junge Sprosse sich nach dem einfallenden Lichte gestalteten. — Die Triebe entwickelten sich an den Apparaten weiter, bildeten hier 20—30 Blätter und erreichten endlich völlige Grösse, ohne ihre Blattstellung zu verändern. Ihre Flügel erlangten mässige Breite, und sie boten keinen Unterschied von solchen Gliedern dar, die in ruhender Stellung gewachsen waren.

Der Versuch wurde wiederholt, jedoch mit einer kleinen Aenderung. Man nahm solche Objecte, an denen wahrgenommen wurde, dass einzelne Seitenknospen sich eben anschickten, die sie bedeckenden

Haarhüllen in den Blattachseln zu durchbrechen. Wie sonst waren an den hervorwachsenden Trieben die ersten Blätter in mehreren Zeilen geordnet; bald aber fielen diese bis auf zwei aus, unter denen weiterhin die breiten Flügel gebildet wurden. Nur ausnahmsweise wurden drei Zeilen mit drei Flügeln erhalten.

Durchaus entscheidend aber war folgendes Experiment. Sprosse, wenn als Stecklinge benutzt, bringen, wie wir früher erwähnten, an ihren unterirdischen Theilen hier und da Seitentriebe hervor. Derartige Objecte, an denen beim Verpflanzen der Beginn der Bildung dieser Sprosse festgestellt worden war, wurden in Drehung versetzt, während der die unterirdischen Glieder nach und nach aus der Erde hervortraten. Nunmehr ging das bis dahin erhaltene höhere Stellungsverhältniss der Blätter an den meisten Trieben in $\frac{1}{2}$ über, indess an einer kleineren Zahl auf kürzerer oder längerer Strecke drei Zeilen gebildet wurden — Verschiedenheiten, die auch bei ruhender Lage der Pflanze auftreten.

Hier mag eingeschaltet werden, dass der zuletzt beschriebene Versuch auch mit einer Phyllocactus-Form angestellt wurde, deren vorwiegend zweiflügelige Glieder beträchtlich grösser werden, als die unserer Form I, und die in höherem Grade die Neigung besitzt, an den unterirdischen Theilen der Stecklinge Seitenglieder zu erzeugen. An fünf solchen Trieben, deren Hervortreten aus der Erde verfolgt wurde, gingen sämmtliche ursprünglich mehrzeiligen Scheitel in zweizeilige über.

An einem Stecklinge derselben Form aber wurde auch die interessante Thatsache wahrgenommen, dass zwei aus der Erde hervortretende junge Triebe, die von den gewöhnlichen breitflügeligen, fast stachellosen Formen durch Cereus-artige Gestalt und kräftige Stachelbildung abwichen, ihre der Anlage nach vorhandenen drei Zeilen dauernd beibehielten. Aller Wahrscheinlichkeit nach würden sie dies auch unter normalen Bedingungen gethan haben.

In den bisher ausgeführten Versuchen wurden die Objecte um ihre verticale Achse gedreht; sie nahmen also gegenüber den in der Lothlinie wirkenden Kräften normale Stellung ein. Obschon unsere Erfahrungen keinen Zweifel mehr darüber liessen, dass die Angabe Hofmeister's über die Wirkung dieser Kräfte auf die Gestaltung des Phyllocactus in der von ihm mitgetheilten Form sicher nicht richtig ist, so schien es doch nicht überflüssig, den Rotations-Versuch

am Klinostat auch noch in der Form auszuführen, dass die Pflanze sich um die horizontale Achse drehte. Wieder wurde der Klinostat in der Nähe des Fensters aufgestellt, die Pflanze senkrecht zu diesem gewandt, sodass sie einseitig von oben beleuchtet war. Das Ergebniss des Experimentes entsprach den früher gewonnenen. In der Entwickelung begriffene, schon zweizeilige Glieder behielten ihre Blattstellung und Form bei und erreichten am Apparat völlige Ausbildung. An den erst während der Drehung aus den Blattachseln hervorgetretenen Gliedern ging die Stellung bald in $\frac{1}{2}$ über; hatten sie eine dem Fenster annähernd parallele Richtung, so nahm die eine Seite des flachen Körpers eine solche Lage an, dass sie das Maximum von Beleuchtung erhielt.

Dieser Versuch in Verbindung mit den vorhergehenden lehrt, dass die in der Lothlinie wirkenden Kräfte auf die uns beschäftigenden Gestaltungs-Processe entweder gar keinen Einfluss ausüben, oder dass er, wenn vorhanden, so gering ist, dass er sich der Beobachtung entzieht.

Aus der ganzen Reihe unserer Versuche über die Beziehungen zwischen der Richtung der Lichtstrahlen und der Flächenbildung der Sprosse ergeben sich folgende Schlüsse.

Für die Bildung der zweiflügligen Sprossgestalt ist es gleichgültig, ob das Licht einseitig stärker, oder allseitig gleichmässig wirkt. Die Umgestaltung des mehrzeiligen Sprosses zu der zweizeiligen flachen Gestalt ist lediglich an eine Helligkeit gebunden, die unter ein bestimmtes Maass nicht sinken darf. Ist diese geboten, dann findet derselbe Vorgang statt, gleichviel ob sich das Object in ruhender Stellung befindet oder beständig gedreht wird.

Wächst der Spross aber unter einseitiger und mässiger Lichtwirkung, dann tritt eine Orientirung des flachen Körpers ein, so zwar, dass er sich senkrecht zu den einfallenden Strahlen stellt, dass somit die Beleuchtung seiner einen Fläche ein Maximum, die der anderen ein Minimum bildet.

Ueber die Epinastie, die an den in horizontaler oder geneigter Lage entwickelten Sprossen nicht selten auftritt, sowie über die histologischen Verhältnisse soll an anderem Orte berichtet werden.

Phyllocactus Form II.

Diese Form besitzt einige wichtige, sie von der ersten unterscheidende Eigenschaften. Die meisten Glieder sind breit zweiflügelig, weniger fleischig und von ungleich blattartigerem Aussehen (Taf. XXII, Fig. 4 und Taf. XXIII, Fig. 4; dazu der Querschnitt Taf. XXIII, Fig. 5). Ihre basalen Blätter sind zwar gewöhnlich auch nach höherem Stellungsverhältniss geordnet, allein in der Regel geht dieses schon früh in $\frac{1}{2}$ über; seltener kommt es vor, dass die Aenderung erst in grösserer Entfernung von der Basis erfolgt. Breit dreiflügelige Glieder, wie wir sie bei Form I fanden, wurden hier niemals beobachtet. Je nach ihrem Ursprungsorte zeigen die Sprosse kleine Verschiedenheiten. Die aus den unterirdischen Stengeltheilen oder dicht über dem Boden entspringenden bleiben manchmal ihrer ganzen Länge nach schmal; andere sind nur auf grösserer Strecke schmal, nehmen aber in ihrem oberen Theile die breite geflügelte Form an und haben dann stark gekerbten Rand. — An den in höherer Region entstehenden Gliedern fehlt dagegen meistens der lange schmale basale Theil; sie nehmen rasch die breite Gestalt an und besitzen weniger gekerbten Rand. Sie besonders sind von blattartiger Erscheinung.

Dem Wuchs der Sprosse entspricht ihr Verhalten beim Versuch.

Zunächst wurden junge, eben über die Erdoberfläche vortretende Triebe mit den sie der Lichtwirkung entziehenden Röhren umgeben. In diesen erreichten sie beträchtliche Länge, behielten ihre annähernd stielrunde Form bei, ordneten ihre Blätter aber fast stets nach $\frac{1}{2}$-Stellung. Die kurze Zeit, während der das Licht die jungen Triebe beeinflusst hatte, war ausreichend gewesen, das höhere Stellungsverhältniss — in einzelnen Fällen wurde auch hier $\frac{2}{5}$ festgestellt — in $\frac{1}{2}$ zu verwandeln, das nun, wenn einmal erreicht, auch im Dunkeln dauernd beibehalten wurde. Von diesem Verhalten wurden nur wenig Ausnahmen beobachtet. In einem Falle erreichte der Seitenspross eines Gliedes, der gleich nach seinem Hervortreten von einer dunkeln Hülle umgeben wurde, darin eine Länge von 11 cm, hatte runden Querschnitt, und bildete die Blätter nach $\frac{1}{2}$-Stellung. Nach einem kurzen Stillstande des Wachsthums um die Mitte des Winters begann die Entwickelung unter der Hülle

von Neuem, die nun angelegten Blätter aber waren in Schraubenstellung — wie es schien, in $\frac{2}{5}$ — angeordnet. (Taf. XXI, Fig. 5). Ob und in wie weit hier etwa die kurze Ruheperiode auf die Stellungsänderung eingewirkt hatte, wurde nicht näher verfolgt. Später wurden noch zwei ähnliche Fälle wahrgenommen.

Werden Sprosse, nachdem sie ihr Wachsthum abgeschlossen haben, an ihren Scheiteln verdunkelt, so beginnt der Vegetationspunkt, wie bei Form I, eine neue Entwickelung. Auch der nun entstehende Zuwachs hat bei rundem Querschnitt stets $\frac{1}{2}$-Stellung der Blätter.

Ein etwas abweichendes Ergebniss aber erhält man, wenn der junge Spross von Anfang an im Dunkeln gehalten wird. Dann kann die der Anlage nach vorhandene Stellung so lange beibehalten werden, als die Verdunkelung dauert. Ein solcher Fall ist in Fig. 11 auf Taf. XXIII wiedergegeben. Der junge, in rascher Entwickelung begriffene Spross wurde in die dunkle Hülle eingeführt und verlor in dieser seine Flügel. Nach längerer Zeit erlosch sein Spitzenwachsthum, dafür aber traten unterhalb des Scheitels zwei Seitensprosse auf, von denen der eine nur geringe, der andere dagegen grössere Länge erreichte; an jenem standen die Blätter nach $\frac{2}{5}$, an diesem in decussirter Stellung. Am letzteren wurde die Ordnung beibehalten, so lange sich das Object im Dunkeln befand, änderte sich aber, sobald es der Wirkung des Lichtes ausgesetzt wurde. Die decussirte Stellung ging rasch in einfache $\frac{1}{2}$ über und im Zusammenhang damit bildeten sich wenig vortretende Rippen. Der kurze Spross mit $\frac{2}{5}$-Stellung wurde durch die Beleuchtung nicht zu weiterer Entwickelung angeregt.

War in diesem Beispiele der Einfluss der Verdunkelung in deutlicher Weise sichtbar, so konnte er dagegen in andern ähnlichen Versuchen nicht beobachtet werden. Als junge, aus dem Boden hervorgetretene Triebe, nachdem sie im Finstern etiolirte Zuwachse gebildet hatten, ihrer Scheitel beraubt und dadurch zur Ausbildung der apicalen Achselknospen veranlasst wurden, zeigten an diesen nur bei einem Theile die Blätter ein höheres Stellungsverhältniss, während sie bei dem andern nach $\frac{1}{2}$ angeordnet waren. Auch diese Thatsache bestätigt, dass die Neigung zur $\frac{1}{2}$-Stellung bei Form II schon so tief mit dem Charakter verwoben ist, dass sie selbst im Dunkeln zum Ausdruck gelangen kann.

Um das Wachsthum und die Gestaltung des Scheitels eines ausgewachsenen Sprosses zu veranschaulichen, der nachträglich mit einer Stanniolmütze umhüllt worden war, wurde Fig. 4 auf Taf. XXIII gegeben. Als der Zuwachs die dargestellte Länge erreicht hatte, setzte man ihn nach und nach der Tagesbeleuchtung aus. Unter dieser erlangte er bis zum Schluss des Herbstes die in Fig. 2 auf derselben Tafel gezeichnete Form, nach deren Ausbildung er im Wachsthum still stand. Man sieht, dass sich das Glied nur ganz allmählich verbreitert.

Dasselbe lehrt der in Fig. 4 auf Taf. XXII dargestellte Spross, der aber, nachdem er vom Herbst an durch den Winter verdunkelt worden, im Frühjahr von seiner Hülle befreit wurde und während der warmen Jahreszeit sein Wachsthum zum Abschluss brachte. Bei seinem Hervortreten aus dem Boden in das verdunkelnde Rohr geleitet, hatte er darin eine Länge von 18 cm erreicht. Nunmehr beleuchtet, verbreiterte er sich anfänglich nur wenig, dann aber auf kurzer Strecke sehr beträchtlich, bis er schliesslich in diesem Theile das ungewöhnlich stattliche, in der Figur wiedergegebene Gebilde darstellte. Zu diesem ist noch zu bemerken, dass da, wo die starke Flächenentwickelung begann, der Spross eine Torsion zeigte, in Folge deren die Flügel der breiten Fläche gegen die der schmalen verschoben erschienen. Das ganze Glied hatte eine Länge von 41 cm, von der die Figur nur den oberen Theil darstellt. Anfangs aufrecht, krümmte sich der Trieb unter der Last seines breiten Endtheiles in weitem Bogen abwärts und erzeugte auf der Oberseite der Krümmung zwei Seitenglieder, deren eines in der Figur seitlich rechts sichtbar ist.

Sprosse, wie der eben beschriebene, kommen unter normalen Verhältnissen, wie sich von selbst versteht, niemals vor. Der längste, unter diesen beobachtete maass 18 cm, also nicht die Hälfte des beschriebenen. Einiges Interesse gewährte der Umstand, dass der untere vergeilte Theil jenes Sprosses im Stande war, sich in seinem Innern nachträglich so zu gestalten, dass er den an ihn gestellten Forderungen bezüglich der Nährstoffleitung und mechanischen Festigung gerecht werden konnte.

Auch mit Pflanzen der Form II wurden die verschiedenen Klinostat-Versuche angestellt, die wir für die Form I beschrieben haben. Die jungen Glieder der Objecte hatten theils schon $\frac{1}{2}$-Stellung der Blätter angenommen, theils noch nicht. Jene behielten ihre

Ordnung bei, diese nahmen bald die gleiche Stellung an. Während der Rotation brachten die Objecte ferner eine ganze Reihe von Sprossen neu hervor, an denen das anfänglich vorhandene höhere Stellungsverhältniss ausnahmslos in die $\frac{1}{2}$-Ordnung überging.

Indem wir in Rücksicht auf das bei Form I Gesagte auf die Beschreibung des Näheren verzichten, erwähnen wir hier nur zweier besonderen Fälle. Zu den Klinostat-Versuchen wurden auch zwei Objecte mit je einem Sprosse verwandt, die im Dunkeln vierzeilige Scheitel erhalten hatten. Beide zeigten, nachdem sie einige Zeit am Apparat der Drehung ausgesetzt waren, eine überraschende Erscheinung. Sie behielten am Scheitel zunächst die decussirte Stellung bei, allein die vier Anfangs gleich weit von einander entfernten Zeilen näherten sich durch Torsion paarweise, indess der Spross eine etwas abgeplattete Gestalt annahm. Es wurden somit flache Glieder erzeugt, die aber an Stelle der sonst vorhandenen einen Zeile deren je zwei führten. An dem einen Sprosse verschwand später auf jeder Seite eine Zeile, so dass die normale Zahl des zweiflügeligen Sprosses erreicht war; an dem andern stand der Scheitel früh im Wachsthum still, ohne die Aenderung in der Blattstellung vollzogen zu haben.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die Sprosse der Form II, wenn sie sich unter mässiger einseitiger Beleuchtung entwickeln, ihre Flächen meistens auch dem Maximum der Beleuchtung entsprechend orientiren, dass sie aber die Regel weniger streng befolgen als die der Form I. An Pflanzen, die unter den gleichen äusseren Bedingungen neben den der Form I aufgestellt waren, nahmen von neun nacheinander entstehenden Sprossen zwei die fragliche Orientirung nicht an; der eine wich um etwa 35°, der andere um annähernd 50° von der zum einfallenden Lichte senkrechten Lage ab. Wahrscheinlich giebt es aber auch für diese Form eine Helligkeitsstufe, in der sich alle Triebe dem Maximum der Beleuchtung entsprechend gestalten.

Wir wollen nicht unterlassen, hier zu bemerken, dass bei einer in dieser Arbeit nicht näher besprochenen Phyllocactus-Form, die sich durch sehr grosse, fast durchgehends zweiflügelige Sprosse auszeichnet, unter sieben darauf beobachteten Gliedern nur eines nicht auf das Maximum von Beleuchtung einstellte, während die übrigen dies in sehr auffallender Weise thaten.

Phyllocactus Form III.

In der Cacteen-Sammlung des botanischen Gartens in Tübingen findet sich ein Topf mit einem Phyllocactus unter der Bezeichnung Ph. anguliger, die aber sicher nicht richtig ist. Die Glieder dieser Form sind verhältnissmässig fleischig, ihre Flügel von geringer Breite und die Kerbung wenig ausgebildet.

Drei in der Entwickelung begriffene zweizeilige Sprosse dieser Pflanze wurden mit Stanniolhüllen versehen. Zu meiner Ueberraschung fand an diesen Trieben die Veränderung der Blattstellung sehr rasch statt. Die an den vergeilenden Theilen gebildeten ersten 8—10 Blätter waren noch nach $\frac{1}{2}$ geordnet, dann trat decussirte Stellung auf, die nach einiger Zeit einem höheren Verhältnisse Platz machte (Taf. XXI, Fig. 12). In einem Falle wurde dieses als $\frac{3}{8}$ bestimmt.

Bedenkt man, dass der Vegetationspunkt nur von 3—4 Blattpaaren bedeckt ist, so folgt aus den beobachteten Thatsachen, dass die Wirkung der Verdunkelung hier ungleich schneller eintritt, als bei der Form I. Von dieser unterscheidet sie sich ferner durch den wichtigen Umstand, dass die beim Beginn des Versuches vorhandene $\frac{1}{2}$-Stellung nicht in $\frac{1}{3}$, sondern in decussirte übergeht, aus der endlich eine höhere Schraubenstellung sich entwickelt. Besonders dieses Verhalten ist in vergleichender Beziehung von Wichtigkeit.

Rhipsalis paradoxa.

Die Thatsache, dass bei den Phyllocactus-Formen der in Ruhe übergegangene Scheitel durch Verdunkelung zu neuer Entwickelung angeregt werden kann, rief, wie schon angedeutet, Befremden wach und legte die Frage nahe, ob auch Achselsprosse durch Verfinsterung zum Wachsthum veranlasst werden könnten. Für die untersuchten Phyllocactus-Formen wurde dies auf Grund der Versuche verneint. Es schien aber erforderlich, die Untersuchung noch auf eine verwandte Gattung auszudehnen. Als solche bot sich die Gattung Rhipsalis dar, deren Arten sich dadurch auszeichnen, dass ihre Sprosse begrenztes Wachsthum besitzen. Der Vegetationspunkt verwandelt sich nach Abschluss seiner Thätigkeit in Dauergewebe, das, soweit ich gesehen, nie mehr in Theilung übergeht. Dabei ist die

Verzweigung durch Achselsprosse gewöhnlich terminal, bald mehr, bald weniger streng.

Um nun das Verhalten des Sprossscheitels und der Achselknospen gegenüber der Verdunkelung und Beleuchtung festzustellen, wurden 16 Sprosse der Rhipsalis paradoxa an ihren Scheiteln mit Stanniolmützen bedeckt, die sich über den Raum von je 9 bis 12 Blättern erstreckten. Die Scheitel der Triebe waren theils schon vor längerer, theils vor kürzerer Zeit in Ruhe übergegangen und endigten dementsprechend bald stumpf, bald mehr zugespitzt. Dabei hatten die Glieder wechselnde Lagen, sie waren bald nach oben, bald nach unten, bald horizontal gerichtet.

Es ergab sich:

1. Dass in keinem Falle der Sprossscheitel selbst in Wachsthum überging;

2. dass an keinem Triebe im Bereich der verdunkelten Region ein Achselspross zur Entwickelung angeregt wurde;

3. dass an einzelnen nicht verdunkelten Sprossen derselben Pflanzen sich dagegen zu gleicher Zeit die terminalen Achselsprosse in normaler Weise ausbildeten.

Um aber noch sicherer zu gehen, wurden die oberen Enden von vier Sprossen — die als Stecklinge eingepflanzt worden, schon bewurzelt waren, und deren baldige Seitensprossbildung man mit Sicherheit erwarten konnte — mit Stanniolhüllen umgeben. Zwei andere, gleich beschaffene, nicht verdunkelte Objecte dienten als Control-Pflanzen. — Nun stellte sich heraus, dass diese an ihren Scheiteln je einen oder zwei Achselsprosse ausbildeten, während an jenen im Bereich der verdunkelten Enden alles Wachsthum unterblieb. Wohl aber gingen aus den beleuchteten Theilen dicht unter den Hüllen einzelne Seitentriebe hervor. Nachdem im Herbst bei der Beendigung der Versuche die Objecte im Ueberwinterungshause aufgestellt und wieder ihrer ganzen Länge nach der Beleuchtung ausgesetzt waren, fand sich, dass sie schon nach weniger als zwei Monaten an den einst verdunkelten, jetzt beleuchteten Scheiteln Seitensprosse erzeugten.

Dieses Ergebniss war schlagend. Es bewies direct erstens, dass der in Ruhe übergegangene Sprossscheitel unserer Pflanze durch Verdunkelung nicht zu neuem Wachsthum angeregt wird; zweitens,

dass die Verdunkelung hemmend auf die Entwickelung der Seitensprosse wirkt. Und zwar geht der hemmende Einfluss so weit, dass die Wirkung der inneren Ursache, die auf die Bildung von Apicaltrieben hinwirkt, überwunden wird, was sonst keineswegs geschieht. Die Ausbildung der Sprosse unterhalb der Hüllen spricht dafür, dass das Licht von förderndem Einfluss ist und darf somit als eine Bestätigung unserer früher geäusserten allgemeinen Ansicht über die Bedeutung des Lichtes für die Sprossbildung bezeichnet werden.

Weitere Experimente in dieser Richtung schienen nicht erforderlich zu sein. Wohl aber wurde versucht, zu entscheiden, ob die Bildung der charakteristischen Flügel der Rhipsalis paradoxa wie bei Phyllocactus von der Wirkung des Lichtes abhängig sei. Zu dem Ende wurden Sprossscheitel, an denen der Beginn der Entwickelung der terminalen Achselsprossanlagen eben sichtbar war, mit Stanniolhüllen bedeckt. Nun fand in der That das weitere Wachsthum der Sprosse statt. Sie waren und blieben aber zart, dünn, hatten nicht stielrunden, sondern dreieckigen Umriss mit scharf vorspringenden Kanten. Diese Form wurde bei fernerem Aufenthalt im Dunkeln fast unverändert beibehalten; niemals erlangten die Triebe normalen Umfang, schlossen aber ihr Wachsthum ab und verhielten sich insofern verschieden von den Gliedern der Phyllocactus-Formen. Dasselbe gilt von den Spitzen solcher wachsenden Sprosse, die den ersten Theil ihrer Entwickelung im Hellen ausgeführt hatten und nun an ihren Scheiteln verdunkelt wurden.

Es folgt somit, dass die erste Anlage der Flügel von dem Einflusse des Lichtes unabhängig, dass dieser aber für deren weitere Gestaltung nothwendig ist. Nicht gebunden an die Lichtwirkung ist hier ferner der Wachsthumsabschluss der Sprosse; er tritt im Hellen wie im Dunkeln ein.

Rückblick auf den I. Abschnitt.

Aus unserer experimentellen Untersuchung ergiebt sich für die Phyllocactus-Formen Folgendes:

1. Die Sprosse bilden ihre Flügel nur unter dem Einflusse des Lichtes aus, und zwar bedarf es zu ihrer Entwickelung der directen und constanten Wirkung dieser Kraft.

2. Der normale Abschluss des Wachsthums der Sprosse, ihr begrenztes Wachsthum, findet ebenfalls nur dann statt, wenn die Objecte der täglichen Beleuchtung ausgesetzt sind. Im Dunkeln dauert die Entwickelung der Glieder ungleich länger. An den vergeilenden Trieben bleiben die Internodien kürzer als an normalen, dafür ist aber an jenen die Zahl der Blätter und Internodien grösser.

3. Der unter gewöhnlichen Bedingungen schon in Ruhe übergegangene, aber noch entwickelungsfähige Scheitel eines Sprosses kann durch Verdunkelung zu neuem Wachsthum angeregt werden. Ist dies einmal eingeleitet und hat der Zuwachs eine gewisse Grösse erreicht, so setzt er seine Entwickelung auch unter der täglichen Beleuchtung fort und strebt nun normale Gestalt zu erlangen. Die Form des ganzen Gebildes zeigt dann mehr oder minder grosse Abweichungen von der des typischen Gliedes.

4. Im Dunkeln ordnet der Spross seine Blätter nach $\frac{1}{3}$, nach decussirter Stellung oder nach einem höheren Verhältniss an, im Hellen dagegen nach $\frac{1}{2}$. Dieses wird zwar nicht immer erreicht, darf aber als das bezeichnet werden, auf dessen Entstehung das Licht hinwirkt und das thatsächlich in den meisten Fällen eintritt.

5. Im Dunkeln erhält der Spross radiären Bau, unter dem Einfluss des Lichtes dagegen wird er bilateral-symmetrisch. Da nun die Regelung der äusseren Bedingungen in der Hand des Experimentators steht, so kann man demnach künstlich das eine oder das andere Blattstellungsverhältniss und, damit verbunden, den radiären oder bilateral-symmetrischen Bau des Stammes herbeiführen.

6. Die Umgestaltung des mehrzeiligen Sprosses zum zweizeiligen findet statt, gleichviel, ob er auf einer Seite stärker oder auf allen Seiten gleichmässig beleuchtet wird, ob er sich in ruhender Lage befindet oder am Klinostat gedreht wird.

7. Bei ruhender Stellung und unter mässiger Beleuchtung dagegen nehmen die sich entwickelnden zweizeiligen Sprosse gewöhnlich eine solche Lage an, dass die eine ihrer beiden breiten Seiten das Maximum von Bestrahlung erfährt. Bei der Anlage und Ausbildung des flachen Körpers am jungen, noch radiären Spross, dessen Blätter nach einem höheren Stellungsverhältniss geordnet sind, wirkt das Licht, wenn es von einer Seite einfällt, dahin, dass die auf der beleuchteten und auf der beschatteten Seite stehenden Blattzeilen ausfallen und nur die erhalten bleiben, welche die beiden Flanken

einnehmen; es greift sonach insofern auch in den Gestaltungsprocess am Vegetationspunkte tief ein.

8. Ein Einfluss der in der Lothlinie wirkenden Kräfte auf die hier behandelten Gestaltungsverhältnisse der Sprosse konnte nicht nachgewiesen werden.

9. Etwas abweichend von den Phyllocactus-Formen verhält sich Rhipsalis paradoxa. Bei dieser Art werden die Kanten auch im Dunkeln angelegt; zu ihrer Ausbildung und endlichen Gestaltung bedarf es jedoch ebenfalls der Wirkung des Lichtes.

Die drei untersuchten Phyllocactus-Formen zeigen nicht uninteressante Verschiedenheiten. Je fleischiger und je mehr Cereusartig der Bau ihrer Sprosse, um so leichter kann ihre Blattstellung von $\frac{1}{2}$ in ein höheres Verhältniss übergeführt werden; je flacher und blattartiger die Glieder, um so schwieriger die Verwandlung. Vielleicht darf man sich diese Thatsachen in folgender Weise erklären. Die Formen der Gattung Phyllocactus stammen wahrscheinlich von Cereus-Arten ab. Dafür spricht der Bau der Blüthe, die Gestalt der Sprosse einiger Arten, der Beginn vieler Glieder mit einem höheren Blattstellungsverhältniss und endlich die Leichtigkeit, mit der zwischen den beiden Gattungen Bastarde gebildet werden. Je blattartiger die Sprosse, um so ausgesprochener der Phyllocactus-Charakter; je grösser die Neigung zur Ausbildung mehrerer Kanten, um so weniger ausgebildet die Gattungseigenschaften. Dort erscheint der Charakter gefestigter, hier noch schwankend, erst im Werden begriffen. Man kann sich das Verhältniss auch unter einem Bilde versinnlichen, indem man sich vorstellt, in den Phyllocactus-Formen wirken zwei Tendenzen, eine, die unter dem Einfluss des Lichtes nach blattartiger Gestaltung strebt, und eine, die die elterliche, mehrkantige Form zu erhalten sucht. In den einen Formen überwiegt der Einfluss jener, in den anderen die Wirkung dieser Tendenz. — Und was für die Arten, das gilt natürlich auch für die Bastarde, sowohl für die der Phyllocactus-Arten unter sich, als für die mit der Gattung Cereus.

Werden nun die verschiedenen Formen dem Verdunkelungsversuche ausgesetzt, so ist das Ergebniss verschieden, je nach der Stärke der Tendenzen, die im einzelnen Object wirksam sind. Ueberwiegt die Neigung zu blattartiger Bildung, wie bei unserer Form II, so gelingt die Verwandlung der $\frac{1}{2}$-Stellung in ein höheres Verhältniss

schwer; um so leichter findet dieser Process dagegen statt, je stärker noch die Tendenz zu mehrkantiger Sprossbildung ist, wie bei Form I und III.

Nach dieser Ansicht bedeutet die Verwandlung der $\frac{1}{2}$-Stellung in ein höheres Verhältniss nichts anderes, als die Zurückführung der Sprossgestalt auf die Form seiner Vorfahren, oder, mit anderen Worten, man erzeugt hier künstlich Rückschläge. Sollte diese Deutung aber zu gewagt erscheinen, so wolle man bedenken, dass die Cacteen jedenfalls eine späte Bildung unter den Dikotylen darstellen, und dass unter jenen die Gattung Phyllocactus wieder zu den jüngsten Producten gehört, bei denen Schwankungen in der Form, Rückschläge und ähnliche Erscheinungen leichter möglich sind, als bei alten stabil gewordenen Formen.

Im Anschluss hieran sei noch einmal hervorgehoben, dass bei Rhipsalis paradoxa der Sprossscheitel, wenn in Ruhe übergegangen, durch Verdunkelung nicht wieder zum Wachsthum veranlasst werden kann; ebensowenig wird dadurch ein noch in Entwickelung begriffener Scheitel zu längerem Wachsthum angeregt. Die Sprosse der genannten und mit ihr wahrscheinlich der meisten Rhipsalis-Arten haben sonach unter normaler Beleuchtung wie im Dunkeln begrenztes Wachsthum. Sie erscheinen in dieser Beziehung als am Abschluss ihrer Entwickelung angelangte Gebilde, während die Phyllocactus-Formen den Eindruck des Werdenden, des noch in der Bewegung Begriffenen machen.

Damit hängt vielleicht auch der Umstand zusammen, dass an den Sprossen der Rhipsalis paradoxa die Flügel zu ihrer vollen Ausbildung zwar der Beleuchtung bedürfen, dass sie aber als Anlagen, als scharf vorspringende Kanten, auch im Dunkeln erscheinen. Auch in diesem Punkte macht unsere Pflanze den Eindruck einer stabileren Form.

Wichtig ist endlich die Thatsache, dass die Achselsprossanlagen weder bei den Phyllocactus-Formen, noch bei Rhipsalis paradoxa durch Verdunkelung zum Wachsthum gereizt werden, ja dass bei dieser Art der Lichtabschluss direct hemmend wirkt.

II. Entwickelungsgeschichtlicher und theoretischer Theil.

Die im ersten Abschnitte mitgetheilte experimentelle Arbeit bedarf zu ihrer Ergänzung einer Untersuchung der Gestaltungsvorgänge am Vegetationspunkte. Erst sie wird festzustellen haben, in wie weit die gewonnenen Thatsachen theoretisch zu verwerthen sind. Aus Gründen, die sich aus der Sache selbst ergeben, sind dabei aber nicht bloss die experimentell behandelten, sondern auch andere verwandte Formen zu berücksichtigen.

Der Besprechung der Einzelheiten unserer Untersuchung seien einige kurze literarische Bemerkungen voraufgesandt. Hinsichtlich aller weiteren Ausführungen verweisen wir noch einmal auf die schon Eingangs citirten historischen Darstellungen der Blattstellungslehre und auf die Original-Literatur.

Bekanntlich war Hofmeister der erste, der die mannigfaltigen Stellungsverhältnisse in causalen Zusammenhang zu bringen suchte. Nach seiner Ansicht hängen Zahl und Stellung der Neubildungen am Scheitel in erster Linie von dem Verhalten der nächstälteren Bildungen gleicher Art ab. Bei den Blättern ist vor Allem entscheidend der Umstand, wie gross das Wachsthum des Blattgrundes vor der Erzeugung der nächsten Anlage ist. Verbreitert sich die Blattbasis beträchtlich ohne entsprechende Zunahme des Stengelumfanges, so wird die Zahl der erzeugten Zeilen gering; bleibt der Blattgrund aber klein und wird der Stengelumfang relativ grösser, so entsteht eine höhere Zahl von Zeilen.

Auf Grund seiner mannigfaltigen Untersuchungen gelangte er zu dem allgemeinen Satze: Die neuen seitlichen Sprossungen entstehen über den weitesten Lücken, die zwischen den nächstbenachbarten älteren gleichartigen Gebilden vorhanden sind. Zur Erklärung dieses Erfahrungssatzes, als welchen er ihn betrachtete, entwickelte er sodann die Hypothese, dass über jenen Lücken die mechanischen Widerstände am geringsten seien, die bei der Anlage der Neubildungen zu überwinden sind. — Damit war zweierlei geschehen. Erstens wurde ein mechanisches Moment in die Betrachtung ein-

---

1) W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, Leipzig 1868, S. 439 ff.

geführt und der Satz der kleinsten Wirkung als auch auf diesem Gebiete gültig bezeichnet. Zweitens wurde der eigentliche Scheitel, den man bis dahin für die Ortsbestimmung der neuen Gebilde als allein massgebend betrachtet hatte, seiner Bedeutung beraubt.

Die Auffassung Hofmeister's über die den Ort der jungen Anlagen am Scheitel bestimmenden Ursachen erfuhr eine bedeutsame Unterstützung durch Schwendener[1]). Auch nach diesem Forscher wird die ursprüngliche Stellung der Anlagen in erster Linie bestimmt durch das Verhältniss zwischen dem Umfang des Vegetationspunktes und der Grösse der aus ihm hervorgehenden Sprossungen. Je bedeutender sein Umfang, um so zahlreicher die Anlagen, deren Grösse als constant vorausgesetzt. Gelangen die Sprossungen bei weiterer Entwickelung in Contact, so ergeben sich neue Verhältnisse. Es treten in Folge des Druckes, den die Organe gegenseitig aufeinander ausüben, Verschiebungen ein, die Schwendener durch eine mit grossem Scharfsinn entwickelte mechanische Theorie erklärt. Da dieser Theil seiner Untersuchungen für unsere Objecte aber nur in untergeordneter Weise in Betracht kommt, so darf auf eine nähere Darstellung desselben verzichtet werden.

Dagegen bedarf ein anderer Punkt besonderer Erwähnung. In einem seiner späteren Aufsätze über Blattstellung spricht Schwendener[2]) die Ansicht aus, dass „Blattstellungen, welche mit ausgeprägter Kantenbildung am Stengel verknüpft sind (Cyperaceen, drei- und mehrkantige Cacteen u. dgl. m.), einen besonderen Fall bilden, in welchem die Kantenbildung selbst einen unverkennbaren Einfluss übt. Wir beobachten z. B., dass die Divergenzen innerhalb derselben Pflanzenfamilien sofort andere werden, sobald die Blattbasen nicht durch vorspringende Rippen verbunden sind. So z. B. bei Mamillaria im Gegensatz zu Cereus, Echinocactus u. s. w. Es wäre zu untersuchen, ob vielleicht solche Rippen ursprünglich schief verlaufen und sich erst nachträglich aus mechanischen Gründen vertical stellen."

Unsere im Nachstehenden mitgetheilten neuen Untersuchungen lehren in Uebereinstimmung mit den schon vor langer Zeit aus-

1) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig 1878.

2) — —, Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzungsberichte der K. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Sitzung vom 5. Juli 1883, S. 9 des Sonderabdruckes.

geführten, dass bei den hier behandelten Cacteen die Kantenbildung gänzlich von den Blättern abhängig ist, nicht umgekehrt die Kanten die Stellung der Blätter beeinflussen.

Auf die von Delpino[1]) in seiner grossen Arbeit über Blattstellung entwickelten Ansichten über den Bau des Vegetationspunktes und die Blattbildung glauben wir nicht näher eingehen zu sollen. Er betrachtet die Blätter als terminale Gebilde, den Stamm als eine Zusammensetzung der auf einander folgenden Blattbasen. Die Theorie Gaudichaud's erfährt hier somit eine Wiederbelebung. Den Untersuchungen Hanstein's und seiner Nachfolger über den Bau des Vegetationspunktes spricht er alle Bedeutung ab und bezeichnet die Gliederung des Scheitels in die bekannten Histogene als eine „ipotesi imaginaria“. Da wir nun auf Grund eigener Beobachtungen die Darstellung Hanstein's im Wesentlichen für richtig halten, und Delpino auch in seiner oben bezeichneten Auffassung der Beziehungen des Blattes zur Achse nicht zu folgen vermögen, so ergeben sich schon daraus so viele prinzipielle Verschiedenheiten, dass wir auf jeden Versuch einer Vereinigung als erfolglos verzichten wollen. Auch ist uns nicht klar geworden, wie die von Delpino construirte „pila filotassica“ die sämmtlichen Stellungsverhältnisse in mechanischer Hinsicht erklären kann. — Indem wir diese Verschiedenheit unserer Ansichten und gewisse Bedenken hervorheben, soll damit jedoch, was kaum noch besonders betont zu werden braucht, der Werth der Arbeit Delpino's nicht im geringsten in Zweifel gezogen werden.

Die von C. de Candolle[2]) gegebene mathematische Behandlung der Blattstellungen fällt, weil nur an die fertigen Zustände knüpfend, und lediglich die mathematischen Beziehungen unter diesen darstellend, ausserhalb des Rahmens unserer Betrachtung.

Wohl aber bieten die in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten Schumann's[3]) verschiedene Berührungspunkte mit unsern Untersuchungen. Auf Grund seiner zahlreichen Beobachtungen schliesst

---

1) F. Delpino, Teoria generale della Fillotassi. Atti della R. Università di Genova, Vol. IV, Parte II, Genova 1883.

2) C. de Candolle, Considérations sur l'étude de la Phyllotaxie. Genève, Bale, Lyon 1881.

3) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, Leipzig 1890. — Morphologische Studien, Heft I, Leipzig 1892.

sich dieser Forscher in der Hauptsache den theoretischen Entwickelungen und Ansichten Schwendener's an, hegt aber über die Beschaffenheit des Vegetationspunktes und seiner Neubildungen, wie uns scheint, besondere Ansichten. Diese dürften am Deutlichsten aus folgenden Sätzen[1]) erhellen: „Wenn man sich einen Spross in derjenigen Region betrachtet, welche beschäftigt ist, Neubildungen, in Sonderheit neue Blüthen zu erzeugen, so wird man fast ausnahmslos die Wahrnehmung machen, dass sich die Organe in einem lückenlosen Zusammenschlusse, in engem Contacte befinden. Jeder Winkel, welcher zwischen zwei älteren Körpern sich aufgethan hat, wird auf das engste und knappste von jüngeren Gebilden ausgefüllt und machen sich durch die Wachsthumsprocesse Bewegungen geltend, so werden die Lücken, welche nothwendiger Weise entstehen müssten, im Momente der Bildung wieder von den Neuanlagen in Anspruch genommen. Fassen wir unter den Körpern ein junges Blüthenprimordium ins Auge, so sehen wir, dass auch dieses sich einschmiegt an allen Stellen, wo sich ein freier Platz bildet, und in diesem Sinne kann man wirklich davon sprechen, dass sich ein Vegetationskegel wie eine halbplastische Masse verhält, die alle Ecken ausgiesst.“ Wer denkt beim Lesen dieser Zeilen nicht an Knight's[2]) aus zähflüssiger Substanz bestehende Wurzelspitze, die in die Erde gewissermassen hinein fliesst und deren horizontale Seitenglieder an der Erdoberfläche ihren Ort dem Umstande verdanken, dass der Boden ihrer Bildung und ihrem Wachsthum hier weniger Hindernisse bietet, als in der tieferen Region?

Seine eben angedeutete Ansicht gründet Schumann zwar zunächst nur auf die Betrachtung der Blüthenanlagen, aber es versteht sich von selbst, dass die die allgemeinen Gestaltungsvorgänge an Blüthen und vegetativen Sprossen bewirkenden Ursachen nicht wesentlich verschieden sein können. Diese Uebereinstimmung wird auch von Schumann[3]) angenommen, und er hat sie im Besonderen für die decussirte Stellung der Blattgebilde hervorgehoben.

---

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen u. s. w., S. 500.

2) F. A. Knight, On the direction of the radicle and germen during the vegetation of seeds. Transactions of the Royal Society, Jan. 9, 1806. — A Selection from the phys. and. hortic. Papers. etc. by T. A. Knight, London 1841, p. 124 ff.

3) Schumann spricht sich darüber an verschiedenen Orten aus, besonders in der Einleitung zu den Morphologischen Studien, S. VII ff.

Indem wir diesen Punkt einer späteren Besprechung vorbehalten, bemerken wir schon hier, dass unsere Untersuchungen zu Schlüssen geführt haben, die von denen Schumann's beträchtlich abweichen.

Nach dieser Erörterung kehren wir noch einmal zu dem Satze Hofmeister's zurück, dessen hohe Bedeutung aus dem Vorstehenden genugsam erhellen wird. Die fragliche empirische Regel und die zu ihrer Erklärung aufgestellte Hypothese lassen sich in eine etwas abweichende, inhaltlich zwar völlig gleiche, aber für unsere Aufgabe passendere Form[1]) bringen. Dem Ausspruch, dass jede neue Anlage am Vegetationspunkte unter der Ueberwindung von Widerständen vor sich geht, die in den Geweben ihren Sitz haben, und die über den weitesten Lücken zwischen den zuletzt gebildeten Anlagen am geringsten sind, kann man auch folgende Gestalt verleihen: Jede neue seitliche Sprossung stellt das Centrum eines Widerstandes gegen weitere gleichartige Anlagen dar; dieser Widerstand nimmt von der Sprossung aus mehr oder minder rasch ab, erstreckt sich auf geringere oder grössere Entfernung und erreicht das Minimum über der weitesten Lücke oder über den weitesten Lücken, die zwischen den jüngsten Anlagen vorhanden sind.

Es ist nun klar, dass wenn die Anlagen von constanter Grösse sind, die von ihnen ausgehenden Widerstände sich auch auf constante Entfernungen erstrecken und das Stellungsverhältniss daher ebenfalls constant bleiben muss. Dasselbe wird geschehen, wenn der Umfang des Vegetationspunktes und die Grösse der Seitensprossungen am stärkeren Sprosse in proportionaler Weise zu-, am schwächeren in entsprechender Art abnehmen; auch dann wird die Stellung der Glieder gleich bleiben. Findet dagegen eine nicht proportionale Zu- oder Abnahme der Grösse des einen der beiden Theile, des Vegetationskegels oder der seitlichen Anlagen statt, dann muss die Ordnung der letzteren sich ändern. Beispiele hierfür

---

1) Zwischen dem empirisch abgeleiteten Satze Hofmeister's und der zu seiner Erklärung aufgestellten Hypothese ist wohl zu unterscheiden. Wenn wir beide im Obigen zu einem Satze vereinigen, so geschieht dies deshalb, weil dadurch das Ganze anschaulicher wird, und der Kern der Sache deutlicher hervortritt. Ausdrücklich sei aber bemerkt, dass die ganze nachfolgende Darstellung eigentlich nur an die empirische Regel Hofmeister's anknüpft, und dass man Alles, was sich auf die Hypothese bezieht, streichen kann, ohne dass sich an der Sache etwas ändert.

finden sich sowohl in Hofmeister's[1]), als in Schwendener's[2]) Arbeiten.

Wichtige Voraussetzung bei der ganzen Entwickelung ist demnach, dass die Wirkungszone jeder seitlichen Sprossung einer Art bei constanter Grösse ebenfalls constant ist. Die Annahme, dass gleichnamige Anlagen von gleicher Grösse ungleiche Wirkungszonen besitzen könnten, würde mit den theoretischen Betrachtungen Hofmeister's und auch Schwendener's, soweit sie die erste Anlage der Seitengebilde betreffen, nur unter bestimmten Voraussetzungen vereinbar sein. Es ist auffallend, dass Hofmeister[3]) die von ihm selbst nachgewiesenen inconstanten Divergenzen, bei denen die fragliche Voraussetzung nicht zutrifft, in seinen theoretischen Erörterungen unbeachtet liess.

Damit gelangen wir zur Erörterung der eigenen, an den Scheiteln unserer Pflanzen angestellten Beobachtungen.

Lepismium radicans.[4])

Diese Art wählen wir deshalb zum Ausgangspunkte unserer Untersuchung, weil sie unter den gleichen äusseren Bedingungen an demselben Stock nicht nur zwei- und dreiflügelige, sondern auch vierkantige Sprosse erzeugt, ein Umstand, der für unsere Erörterung von Wichtigkeit ist. Die Mehrzahl der fertigen Sprosse ist zweizeilig, daneben kommen häufig dreizeilige vor; der ganzen Länge nach vierzeilige sind selten, öfters auftretend solche, die vierzeilig beginnen. Als Seltenheit wurde auch, freilich nur einmal, ein

---

1) W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, S. 494 ff.

2) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen, S. 54 ff.

3) W. Hofmeister, l. c., S. 461.

4) Unter diesem Namen sei die Pflanze auch hier besprochen, die ich in meiner schon angegebenen Arbeit über die Rhipsalideen an verschiedenen Orten eingehend erörtert habe. Von Schumann (Flora brasiliensis, Vol. IV, Pars II, p. 267) und anderen Autoren ist inzwischen die Gattung Lepismium gestrichen und mit Rhipsalis vereinigt worden. Ich muss jedoch gestehen, dass mir die Gründe, weshalb dies geschehen, nicht unanfechtbar erscheinen, und behalte daher einstweilen die Pfeiffer'sche Gattungsbezeichnung bei (Pfeiffer, L. Enumeratio diagnostica Cactearum. Berlini, 1837. S. 138).

Das Material zu den neuen im Text mitgetheilten Beobachtungen verdanke ich der Güte des Herrn Gartendirector Hermes auf Schloss Dyck.

Glied mit $\frac{2}{5}$-Stellnng beobachtet. Besondere Bedeutung besitzt für uns ferner die Thatsache, dass die Sprosse häufig, und zwar in beliebiger Höhe, Uebergänge zwischen den verschiedenen Stellungen aufweisen: dreizeilige Glieder verwandeln sich in zweizeilige, vierzeilige in drei- oder direct in zweizeilige; der genannte Spross mit $\frac{2}{5}$-Stellung ging später in einen solchen mit $\frac{1}{3}$ über. Ja, auch der merkwürdige Fall wurde wahrgenommen, dass an einem zweizeiligen Gliede plötzlich eine dritte Rippe auftrat. Derartige Erscheinungen bilden jedoch seltene Ausnahmen; als Regel lässt sich aussprechen, dass, wenn eine Stellungsänderung eintritt, sie von einem höheren zum niederen Verhältniss stattfindet.

Den Ursachen, die die Verschiedenheit der Sprosse bei dieser Art hervorrufen, wurde nicht nachgegangen, da zu der Zeit, als der experimentelle Theil dieser Arbeit ausgeführt wurde, das Material in ausreichendem Maasse nicht zur Verfügung stand. Man darf aber so gut wie sicher betrachten, dass auch hier das Licht von Einfluss ist, weil viele Glieder, wie erwähnt, mit einem höheren Verhältniss in der Blattstellung anfangen, das später in $\frac{1}{2}$ übergeht, wie bei den Phyllocactus-Formen.

Die Gestalt des Vegetationspunktes eines zweiflügeligen Sprosses im medianen Längsschnitt erhellt aus den Fig. 1 und 3 auf Taf. XXV. Er hat die Form einer flach gewölbten Kuppe, unter der rechts und links die Blätter entstehen. Je zwei von diesen folgen einander rascher und zeigen Neigung zur Quirlstellung, ein Verhältniss, das bei weiterer Entwickelung mehr oder weniger verwischt wird. Die jüngste Anlage bildet sich dicht vor der dritten, berührt diese auf ihrer Aussenseite anfangs ganz, später in deren mittlerer Region. Auf dem Grunde des vierten oder fünften Blattes entsteht die Anlage des Achselsprosses, dessen Wachsthum und Wanderung an den Stengel bei anderer Gelegenheit eingehend beschrieben wurde.

Den Umriss der jungen Blattanlagen im Querschnitt geben die Fig. 1 und 6 auf Taf. XXIV. Wie man sieht, ist der Raum zwischen den gegenüberliegenden Bildungen sehr beträchtlich und die in der Anlage begründete Entfernung wird, da der Stamm in medianer Richtung rasch wächst, immer grösser. Ein seitlicher Contact der jungen Anlagen findet nicht statt, nur die basalen Flügel der Blätter greifen im Laufe der weiteren Entwickelung über einander. Zur Vervollständigung des Gesagten ist noch der senkrecht zur Mediane

geführte Längenschnitt zu beschreiben, der kurz als Lateralschnitt bezeichnet werden mag. Er hat parabolischen Umriss (Taf. XXIV, Fig. 20), und gewährt den Anblick eines Wurzelscheitels. Fertigt man die successiven Schnitte von der Mitte nach den Blatthügeln an, so beobachtet man bald unterhalb des Poles auf beiden Seiten kleine Einbuchtungen, die allmählich an Tiefe zunehmen und schliesslich in die Achseln der Blätter übergehen.

Ziehen wir nun zum Vergleich den Vegetationspunkt eines dreikantigen Sprosses heran. An ihm theilen sich je drei Blätter in den Umfang[1]) und liegen, da dieser keine Grössenunterschiede vom Scheitel des zweiflügeligen Gliedes erkennen lässt, entsprechend dichter zusammen (Taf. XXIV, Fig. 2 u. 3). Die Ränder der weiter entwickelten Anlagen berühren sich und greifen später über einander hin, doch wird dadurch kein den Ort der Anlagen beeinflussender gegenseitiger Druck erzeugt. — Der Längenschnitt, wenn durch die Mediane einer Blattreihe geführt, besitzt auf der dieser gegenüberliegenden Seite den glatten, blattlosen Umriss und bietet damit eine eigenthümliche Gestalt dar (Taf. XXV, Fig. 2).

Um ein möglichst genaues Bild der über den Blättern gelegenen Kuppe des Scheitels zu gewinnen, wurden mit der Camera lucida Umrisszeichnungen sowohl des medianen, als des lateralen Längenschnittes zweizeiliger Sprosse hergestellt und dann bei durchfallendem Licht übereinander gelegt. Dabei fand sich, dass, wenn die Sprosse von gleicher Grösse waren, die Conturen der beiderlei Schnitte sich deckten, ferner, dass sie bei ungleicher Grösse denselben Verlauf hatten. Mit diesen Zeichnungen wurde sodann die Umrisslinie des Medianschnittes des dreizeiligen Sprosses verglichen und dabei beobachtet, dass auch sie in ihrem oberen kuppenförmigen Theile mit jenen zu-

1) Unter den Dikotylen ist bekanntlich $\frac{1}{3}$-Stellung selten. **Braun** führt als Arten mit bleibender und constanter $\frac{1}{3}$-Stellung nur Cactus (Cereus) triangularis, triqueter, trigonus und speciosus an, bemerkt aber, dass bei dem zuletzt genannten die $\frac{1}{3}$- mit anderen Stellungen wechselt (vergl. Tannenzapfen, S. 70). Ich habe diesen Beispielen später weitere aus der Gruppe der Rhipsalideen hinzugefügt (s. meine Arbeit, S. 344 ff.). — **Schumann** möchte jedoch die Angabe **Braun's** nicht unbedingt als richtig anerkennen (s. Morphologische Studien, S. 8 Anmerkung). Da bei den erwähnten Cereus-Arten die Entwickelung der Blätter am Scheitel ähnlich verlaufen wird, wie bei den hier behandelten Lepismium- und Phyllocactus-Arten, in Beziehung auf diese aber keine Einwürfe möglich sind, so dürften damit **Schumann's** Bedenken gehoben sein.

sammenfiel. Es hat sonach der Scheitel stets die Gestalt einer Calotte von paraboloidischem Umriss, um deren Pol und Achse die Theile ringsum gleichmässig und symmetrisch angeordnet sind. Daher kann man die Entfernungen der jungen Blattanlagen auf Kreise beziehen und durch Winkel bezeichnen. Wie sich von selbst versteht, handelt es sich dabei nicht um absolute Maasse, sondern nur um annähernde Werthe. In diesem Sinne sprechen wir vom Divergenzwinkel der Blattanlagen. Es sei dies besonders betont, um Irrthümern vorzubeugen.

Wir wollen nunmehr untersuchen, ob die an den Sprossscheiteln unserer Art beobachteten Verhältnisse mit der Hofmeister'schen Regel übereinstimmen. Schon ein Blick auf die verschiedenen Bilder ruft Bedenken wach; die nähere Untersuchung ergiebt einen zweifellosen Widerspruch. Bei $\frac{1}{2}$-Stellung erstreckt sich die Wirkung der einzelnen Anlage — wir wollen sie der Einfachheit halber auf die Mediane des Blattes beziehen und von da ausgehend denken — rechts und links auf je 180°, bei $\frac{1}{3}$-Stellung nur auf je 120°. Sollte sie in beiden Fällen gleich gross sein, so müsste bei $\frac{1}{3}$-Stellung, wenn die Anlagen ihre Grösse behielten, der Umfang des Vegetationspunktes um die Hälfte wachsen; bliebe dagegen der Umfang unverändert, so müssten die Anlagen um je $\frac{1}{3}$ ihrer Grösse abnehmen. Oder es müsste beides gleichzeitig vor sich gehen, Wachsthum des Scheitelumfanges und Abnehmen der Grösse der Blattanlagen, und zwar, wie sich von selbst versteht, in proportionaler Weise. — Die Untersuchung lehrt nun, dass die beiderlei Stellungsverhältnisse sowohl an kleineren, als grösseren Sprossspitzen vorkommen, dass aber der Umfang des Scheitels und die Grösse der Blattanlagen stets correspondiren: ein kleiner Vegetationspunkt erzeugt kleine Anlagen, ein grosser grössere Blatthügel, deren Entfernungen dabei ihrer Grösse stets direct proportional sind. Mögen die Verhältnisse aber sein, wie sie wollen, immer findet man, dass bei $\frac{1}{3}$-Stellung die Anlagen dichter zusammenstehen, als bei $\frac{1}{2}$, die grössten bei $\frac{1}{3}$-Stellung noch beträchtlich näher, als die kleinsten bei $\frac{1}{2}$-Ordnung.

Dazu kommt noch ein anderer Umstand. Hier und da beobachtet man dreikantige Triebe, an denen die eine Seite breiter ist, als die beiden anderen, die unter sich gleich sind. Solche Glieder haben eine gewisse Aehnlichkeit mit dorsiventralen Sprossen. Auch diesen Unterschied in der Ausbildung der Seiten fand ich an einem

darauf untersuchten Scheitel schon in der Anlage begründet. Wie Fig. 5 auf Taf. XXIV zeigt, ist die Entfernung der Blattzeile *I* von Zeile *II* grösser, als die beider Reihen von Zeile *III*.

Aber dies ist noch nicht Alles. Wie früher erwähnt, giebt es auch Sprosse mit vier Blattzeilen. Auch diese Stellung wird am Scheitel eingeleitet. Die Blattanlagen bilden hier alternirende zweigliedrige Quirle; je zwei gegenüberstehende folgen so rasch aufeinander, dass man sie nicht anders als Wirtel bezeichnen kann (Taf. XXIV, Fig. 4). Wie man sieht, bildet sich jedes der aufeinander folgenden Blattpaare in den Lücken, die das nächstältere Paar offen liess. Hier geschieht sonach in der That das, was man nach Hofmeister's Regel hätte beim zweizeiligen Scheitel erwarten können, dass die neuen Anlagen in den grössten Lücken zwischen den beiden voraufgehenden entstehen. Am Scheitel des vierzeiligen Sprosses haben die Anlagen noch gedrängtere Stellung, als an dem des dreizeiligen, ein Umstand, der kaum noch hervorgehoben zu werden braucht. Zwar könnte man einwenden, dass die Blattpaare auf verschiedenen Höhen gebildet werden, die Wirkung einer Blattanlage sich hier theils in horizontaler, theils in verticaler Richtung geltend mache und daher im Ganzen der einem Scheitel mit $\frac{1}{2}$-Stellung angehörenden Anlage gleich sei. Darauf aber wäre zu erwidern, dass die Quirle rasch aufeinander folgen, und dass die Höhenunterschiede Anfangs so gering sind, dass sie kaum in Betracht kommen. Thatsächlich erstreckt sich hier die Wirkung der einzelnen Blattanlage auf beiden Seiten nur über eine Zone von etwa 90°.

Wir haben noch der Form des Scheitels der decussirten Sprosse zu gedenken. Längenschnitte lehren, dass die über den jüngsten Blattanlagen gelegene Kuppe hier die gleiche Gestalt besitzt, wie an den Sprossen mit $\frac{1}{2}$- und $\frac{1}{3}$-Stellung; die Blatthügel entstehen in der gleichen Entfernung vom Pole und in gleicher Tiefe unterhalb desselben. Zwischen einem Scheitel mit zweizeiliger und einem solchen mit vierzeiliger Stellung vermochte ich keinen Unterschied wahrzunehmen ausser dem, dass am letzteren je zwei zusammengehörende Blätter geringere Abweichungen in der Grösse zeigen, als am ersteren, — ein Unterschied, der keine wesentliche Bedeutung besitzt.[1])

1) Wir wollen nicht unterlassen, hier der Ansicht Schumann's über die decussirte Stellung zu erwähnen, der in seinen Erörterungen eine besondere Bedeutung

Wie aber kommen die Uebergänge zwischen verschiedenen Stellungen zu Stande, deren früher gedacht wurde? Sind auch sie in der Anlage begründet?

Um diese Fragen zu beantworten, soll eine Reihe von Fällen näher untersucht werden.

Sehr einfach vollzieht sich in der Regel der Uebergang vom vierzeiligen zum zweizeiligen Sprosse; es fallen zwei um 180° von einander entfernte Zeilen aus, so dass nur zwei mit derselben Divergenz übrig bleiben, ein Vorgang, bei dem sich die stumpf vierkantige Gestalt des Gliedes in die zweiflügelige verwandelt. Die Fig. 15, 14 und 13 auf Taf. XXIV veranschaulichen den Vorgang; sie stellen Querschnitte dar, die nicht weit unterhalb des Scheitels durch die Internodien über drei aufeinander folgenden Blattpaaren hergestellt wurden. Der innere Umriss bedeutet hier wie in den folgenden

---

zukommt. Schumann findet die Ursache der Decussation darin, „dass der Vegetationskegel im Laufe der Entwickelung in zwei aufeinander senkrechten Richtungen die Form einer Ellipsoïdkappe annimmt und dass dann an den Enden der langen Achse zwei Neubildungen auftreten“ (Morphologische Studien, S. VII und a. a. O.). Soweit es sich um die blosse Folge der Formen handelt, dürfte sich die von Schumann aufgestellte Regel in der grossen Mehrzahl der Fälle bewahrheiten, vor Allem dann, wenn der Vegetationspunkt, wie z. B. bei den Melastomeen, in der Erzeugung eines Blattpaares jedesmal geradezu aufgeht. Ich darf hier an eigene, schon vor geraumer Zeit ausgeführte Untersuchungen erinnern. Und vor Kurzem hat sich Koch auf Grund seiner sorgfältigen Analyse der Vegetationspunkte höherer Pflanzen im bestätigenden Sinne ausgesprochen (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXV, S. 474 ff.). Doch hat auch diese Regel gewisse Ausnahmen. So bewahrt der Scheitel des Lepismium radicans über den jüngsten Blatthügeln seine kuppenförmige Gestalt, gleichviel, ob die Blätter nach $\frac{1}{2}$-, nach $\frac{1}{3}$- oder in decussirter Ordnung auftreten.

Es will mir nun scheinen, als solle man sich hier auf die Darstellung des rein Thatsächlichen zunächst beschränken. Denn wenn es ja auch unbestreitbar ist, dass in einer derartigen Kette von Erscheinungen das eine Glied immer die Ursache des folgenden bildet, so ist doch ebenso klar, dass ohne näheren Einblick in das Verhältniss unser Begreifen der ursächlichen Beziehung beider Glieder wenig gefördert wird. Die überaus zahlreichen Untersuchungen der Spross-Vegetationspunkte haben ergeben, dass Neubildungen nur da entstehen können, wo Raum dafür vorhanden ist. Es liegt auf der Hand, dass es gar nicht anders sein kann. — Der umgekehrte Schluss aber, dass überall da Neubildungen auftreten müssen, wo der Raum dazu geboten wird — ein Schluss, der in Schumann's Gedankengange eine wichtige Rolle spielt — ist, wie unsere Untersuchungen zeigen, allgemein nicht haltbar. Alles Weitere im Text.

Abbildungen die Grenze des Gefässbündelringes, während die kleinen Kreise und Linien den Ort der Bündel in der Rinde angeben.

Etwas weniger einfach ist der Uebergang vom vierzeiligen zum dreizeiligen Sprosse (Vergl. die Fig. 19, 18, 17 und 16 auf Taf. XXIV). Am Scheitel des vierzeiligen Gliedes fällt eine der Blattreihen aus, so dass der Querschnitt die in Fig. 18 gezeichnete Form annimmt. Nunmehr nähern sich die um 180° von einander entfernten beiden Zeilen allmählich so weit, bis ihre Entfernung annähernd 120° beträgt, Fig. 17 und 16, von denen die letztere die Stellung der Blätter am Scheitel zeigt. Hier sind die Divergenzen der drei Zeilen schon beinahe gleich.

In einem anderen Falle gelang es, die Einleitung der eben beschriebenen Stellungsänderung am Scheitel nachzuweisen (Taf. XXIV, Fig. 7). Der Vorgang begann damit, dass in dem auf den letzten folgenden Quirl die Bildung des einen Blattes unterblieb, an dessen Stelle eine auffallende Lücke vorhanden ist. Von den beiden jüngsten Anlagen zeigt die eine schon eine kleine Verschiebung im Sinne des Ueberganges zu $\frac{1}{3}$-Stellung. Offenbar hätte bei weiterem Wachsthum der Spross denselben Gestaltungs-Process durchlaufen, der vorhin erörtert wurde.

Der einfache Uebergang von vierzeiliger zu zweizeiliger Stellung wurde oben besprochen. Neben diesem kommt aber noch ein anderer, beim ersten Anblick sehr seltsam erscheinender, vor. Er besteht darin, dass nicht zwei gegenüber liegende, sondern zwei benachbarte Zeilen ausfallen und dass dann die beiden übrig bleibenden sich nach und nach bis zu 180° von einander entfernen. Von den zwei beobachteten derartigen Fällen ist der eine in den Fig. 8—12 auf Taf. XXIV dargestellt worden. Figur 12 zeigt den Querschnitt des noch vierzeiligen Sprosses, in Fig. 11 ist die eine Zeile ausgefallen, in Fig. 10 dazu noch die eine der beiden um 180° einander gegenüber liegenden. Die noch übrigen zwei, ursprünglich um 90° von einander entfernten Zeilen haben eben begonnen, ihren Ort zu verändern, ein Vorgang, der sich fortsetzt, Fig. 9, bis die jüngsten Blätter am Scheitel beinahe schon eine Divergenz von 180° besitzen.

Wie früher erwähnt, wurde auch der interessante Fall wahrgenommen, in dem an einem zweiflügeligen Sprosse zu den zwei um 180° von einander entfernten Zeilen eine dritte trat, wo also statt der gewöhnlich vorkommenden Verminderung eine Vermehrung der Zeilen stattfand. Diese erfolgte dadurch, dass auf der einen

Fläche, um 90° von den beiden vorhandenen Zeilen entfernt, die neue auftrat, während die gegenüber liegende Fläche blattfrei blieb. Erst ganz allmählich ordneten sich die Zeilen nach der Divergenz von $\frac{1}{3}$ an. Nach unsern vorhin mitgetheilten Beobachtungen unterliegt es keinem Zweifel, dass hier plötzlich in einer der beiden grossen Lücken zwischen den Blatthügeln am Scheitel eine neue Anlage entstanden war, die eine langsame Umordnung der vorhandenen Zeilen verursachte.

Nach den mitgetheilten Thatsachen beruhen die an den einzelnen Sprossen vorkommenden Stellungsänderungen darauf, dass am Scheitel Zeilen ausfallen, oder, was freilich selten, neu auftreten. Im ersten Falle erfahren die bleibenden Zeilen entweder keine Ortsänderung, z. B. dann, wenn decussirte Stellung durch Ausfallen zweier gegenüber liegenden Zeilen in einfache $\frac{1}{2}$ übergeht; oder es findet eine allmähliche Ortsänderung der bleibenden Zeilen im Sinne des Verhältnisses statt, das durch ihre Zahl bestimmt wird; z. B. beim Uebergang von $\frac{1}{3}$- in $\frac{1}{2}$-Stellung. Die Aenderung selbst wird von den neu entstehenden Gliedern in der Regel rasch vollzogen. Da unter den Blattanlagen einer Zeile zusammenhängende Rippen gebildet werden, so zeigen diese am fertigen Gliede den der Stellungsänderung entsprechenden geneigten Verlauf und können dadurch den Schein erwecken, es hätten Torsionen stattgefunden, während sie in Wirklichkeit den vorhin beschriebenen Ursprung haben. Torsionen kommen zwar hier und da vor, sind aber im Ganzen von untergeordneter Bedeutung.[1]) — Im zweiten, seltenen Falle, in dem zu den vorhandenen Zeilen eine neue tritt, geht am Scheitel ebenfalls eine allmähliche Stellungsänderung vor sich, und zwar wieder so weit, bis die der neuen Zahl entsprechende normale Divergenz erreicht ist. Hierbei wird der Bogen zwischen zwei benachbarten Zeilen kleiner, während er sich im ersten Falle vergrösserte.

Ueberblickt man alles Angeführte, so ergiebt sich, dass die Hofmeister'sche Regel für unsern Vegetationspunkt keine Geltung hat. Es ist klar, dass nicht allein die grössten Lücken zwischen den zuletzt gebildeten Anlagen den Ort der neuen Sprossungen be-

1) Torsionen an Sprossspitzen kommen nach den neuesten Untersuchungen Schumann's auch da nicht vor, wo man sie früher als sicher vorhanden annahm, bei Pandanus und ähnlichen Pflanzen (s. Morphologische Studien, Heft I, S. 28 ff.).

stimmen. Dies erhellt schon aus dem Vergleich des Scheitels eines zweizeiligen Sprosses mit dem eines dreizeiligen. Es geht noch deutlicher hervor aus der Zusammenstellung des Scheitels eines zwei- und eines vierzeiligen Gliedes. Der Vegetationspunkt eines Sprosses mit ungleicher Ausbildung der Seiten und endlich die Uebergänge von einer Stellung zur andern beseitigen alle Zweifel, die etwa noch bestehen könnten.

Phyllocactus Form I.

Der Vegetationspunkt dieser Pflanze zeigt grosse Aehnlichkeit mit dem des Lepismium, ist aber der Stärke der Sprosse entsprechend umfangreicher. Die jungen Blätter neigen sich hier früher und weiter über den Scheitel hin, und bilden somit eine dichtere Hülle (Taf. XXV, Fig. 11, die den Durchschnitt eines zweizeiligen Gliedes giebt). Die Achselsprosse, hier wie dort auf der Blattbasis angelegt, erzeugen neben zahlreichen Haaren regelmässig Stacheln, deren erste in kurzen Reihen parallel der Blattfläche stehen, und auf die in centripetaler Richtung weitere folgen. Sie entwickeln sich sehr rasch und neigen den Blättern gleich über den Vegetationspunkt hin (*ac* in der Figur). Die Streckung der Internodien ist anfänglich geringer, als bei Lepismium, so dass die fünf ersten Blätter oder noch mehr auf annähernd gleicher Höhe inserirt erscheinen. Auch hier wird die Rinde des Sprosses hauptsächlich von den Blattbasen gebildet.

Wichtig ist der Umstand, dass die jüngsten Blätter in unmittelbarem Contact mit den nächstälteren derselben Reihe stehen. Längenschnitte, durch die Medianen rasch wachsender Scheitel hergestellt, ergeben Bilder, die den Anschein erwecken, als habe die jüngste Anlage einen auf ihr lastenden Druck des älteren Blattes zu überwinden (vergl. Fig. 11, Taf. XXV). Diese Erscheinung wirkt um so überraschender, wenn man bedenkt, dass an den blattfreien Seiten des Vegetationspunktes Lücken vorhanden sind, deren jede einer Anlage reichlich Raum gewähren würde (Taf. XXV, Fig. 4, 6, 9 u. 10). Ueber das Verhältniss der am Tageslichte erzeugten dreizeiligen Vegetationspunkte zu den zweizeiligen kann nur das bei Lepismium Gesagte wiederholt werden. Die Blattanlagen, von derselben Grösse wie die der zweizeiligen, entstehen in geringeren seit-

lichen Abständen, als jene, sodass auch hier der vom Scheitel gebotene Raum vollkommener ausgenutzt ist (Taf. XXV, Fig. 7 u. 8).

Mit den Scheiteln der unter normaler Beleuchtung erwachsenen Sprosse seien nun die der verdunkelten verglichen.

In der ersten Zeit, nachdem die Möglichkeit festgestellt war, zweizeilige Sprosse in dreizeilige künstlich überzuführen, wurde der hierbei stattfindende Vorgang in Uebereinstimmung mit Hofmeister und Schwendener dahin gedeutet, dass im Dunkeln entweder durch Vergrösserung des Vegetationspunktes oder durch Verkleinerung der Blattanlagen der Raum für drei Zeilen geschaffen werde. Diese Vorstellung wurde durch die Beobachtung unterstützt, dass die Fläche der Blätter am etiolirten Sprosse thatsächlich kleiner bleibt als am beleuchteten. — Die Untersuchung des Scheitels überzeugte aber, dass jene Ansicht der Wirklichkeit nicht entspricht. Der Umfang des Scheitels ist auch hier wechselnd, bald grösser, bald kleiner, und zwar sowohl bei den noch zwei-, als bei den dreizeiligen. In Fig. 4, Taf. XXV ist ein grosser zweizeiliger, der grösste, der überhaupt beobachtet wurde, in Fig. 5 ein kleinerer, eben zu dreizeiliger Stellung übergegangener, dargestellt. Ein Unterschied zwischen den normal beleuchteten und den verdunkelten Vegetationspunkten konnte nicht wahrgenommen werden (vergl. die Fig. 4—10 auf Taf. XXV; die Fig. 4, 7 u. 10 stellen die Scheitel beleuchteter, 5, 6, 8 u. 9 die verdunkelter Sprosse dar). Sollte dennoch ein Unterschied vorhanden sein, so wäre er sicher so gering, dass er für die hier behandelte Frage nicht in Betracht käme.

Von Bedeutung für uns war, dass es gelang, den Uebergang von der $\frac{1}{2}$- zur $\frac{1}{3}$-Stellung auch am Scheitel zu verfolgen (Fig. 5, Taf. XXV). Die Blätter 1, 2 und 3 stehen noch $\frac{1}{2}$, Blatt 4 weicht schon aus der Mediane, noch stärker 5 und 6; die drei jüngsten Blätter sind schon ziemlich genau nach dem $\frac{1}{3}$-Verhältniss geordnet.

Es vollzieht sich sonach der Wechsel der Stellungen in einfacher Weise dadurch, dass die Divergenz der Anlagen unter übrigens gleich bleibenden Verhältnissen von 180° auf 120° sinkt. Die äussere Bedingung für diese Aenderung ist, wie wir gesehen haben, die Dunkelheit; worin deren Einfluss aber besteht, welche Kette von Vorgängen sie auslöst, die schliesslich zu diesem Ergebniss führen, ist unbekannt. Bezüglich alles Weiteren wolle man den Schluss dieses Aufsatzes vergleichen.

Andere Phyllocactus-Formen.

Die an Lepismium radicans und Phyllocactus Form I gewonnenen entwickelungsgeschichtlichen Erfahrungen lehren uns mancherlei Aenderungen und Uebergänge in der Blattstellung anderer Phyllocactus-Formen und ferner vieler Cereus-Arten verstehen, Erscheinungen, die theilweise längst bekannt sind, jedoch nicht die Beachtung für die Lehre von der Blattstellung gefunden haben, welche sie verdienen. Auf einige dieser Fälle mag hier kurz hingewiesen werden.

Der in Fig. 3, Taf. XXIII dargestellte Spross zeigt ein auch bei unserer Form I gelegentlich vorkommendes Beispiel, in dem das Glied anfänglich sechs Zeilen führt (wovon vier in der Figur sichtbar sind). Vier dieser Zeilen fielen allmählich aus, so dass nur zwei, um 180° von einander entfernt stehende, übrig blieben, die nun breite Flügel bildeten. Aehnliche Fälle kann man häufig beobachten.

Die bei Lepismium radicans wahrgenommene Erscheinung einer dritten Rippe am zweiflügeligen Sprosse findet sich auch an dem in Fig. 6, Taf. XXII abgebildeten Gliede, Fig. 5 giebt dazu die Hinterseite. Auch hier beschrieb die neue Zeile je 90° mit den ursprünglich vorhandenen und die Umordnung zu normaler $\frac{1}{3}$-Stellung ging sehr langsam vor sich; diese war aber an den jüngsten Blättern schon zu gewahren.

Einen ähnlichen Fall zeigt Fig. 14, Taf. XXIII. Auch hier ist zu den zwei vorhandenen Zeilen plötzlich eine dritte getreten, die aber nach zwei Blättern wieder aufhörte. Fig. 13, die Seitenansicht, lehrt, dass der Entstehung der neuen Zeile hier rasch eine schwache Torsion der beiden primären Zeilen zur Herstellung der normalen $\frac{1}{3}$-Stellung folgte, eine Drehung, die aber bald nach dem Aufhören der neuen Zeile wieder ausgeglichen wurde.

In Fig. 12, Taf. XXIII ist ein aus dem Scheitel eines zweiflügeligen Triebes hervorgegangener Spross wiedergegeben, der an seiner Basis acht Zeilen besass, von denen zunächst drei ausfielen. Später ging die fünfzeilige Ordnung in dreizeilige über. Nach jeder Aenderung zeigte sich das Bestreben, die Zeilen scheinbar durch Torsion in gleiche Divergenz zu bringen (s. S. 480). Da die Pflanze höchst wahrscheinlich hybrider Natur war, so darf man annehmen, dass der beschriebene Spross einen Rückschlag auf die eine Elternform oder auf einen früheren Ahnen darstellte.

Sehr lehrreich endlich ist der in Fig. 1, Taf. XXIII gezeichnete Fall. Hier begann der Spross mit 11 Zeilen, von denen auf längerer Strecke eine nach der andern aufhörte, bis schliesslich nur noch zwei übrig waren, die einander gegenüber standen und dem Triebe in dieser Region das Aussehen der gewöhnlichen geflügelten Form gaben. Das Glied war vermuthlich aus einer zu einem Laubspross metamorphosirten Blüthenanlage hervorgegangen, einer Erscheinung, die man bei Cacteen hier und da beobachtet. Die Möglichkeit, solche Bildungen bei Opuntia-Arten auf künstlichem Wege herzustellen, habe ich[1]) schon vor längerer Zeit dargethan.

Schlussbetrachtung.

Von den im II. Abschnitt mitgetheilten Ergebnissen unserer entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung mögen dem Leser die folgenden noch einmal kurz vor Augen geführt werden.

Die an den Sprossen einer Art oder Form vorkommenden verschiedenen Stellungsverhältnisse sind in der Anlage der Blätter am Scheitel begründet, nicht das Product secundären Wachsthums. Dasselbe gilt von den Aenderungen in der Blattstellung, die am einzelnen Spross auftreten; auch sie werden am Scheitel eingeleitet. Nachträgliche seitliche Verschiebungen und Torsionen spielen, wenn überhaupt, dann stets eine unbedeutende Rolle. Es ist somit erstens die primäre Divergenz der Blätter verschiedener Sprosse ungleich, zweitens ändern sich die Divergenzen an demselben Gliede. Die Aenderungen selbst geschehen stets sprungweise. Für jene Verschiedenheiten und diese Aenderungen in den Divergenzen lässt sich in den blossen räumlichen Verhältnissen an den Scheiteln kein Grund finden. Man beobachtet die verschiedenen Divergenzen an Scheiteln von gleicher Grösse und mit Blattanlagen von gleichem Umfange; und die Aenderung der Stellung an demselben Gliede findet statt bei gleichbleibender Grösse des Scheitels und seiner Neubildungen. Die absoluten Entfernungen gleich grosser Blattanlagen an Scheiteln von gleichem Umfange zeigen somit beträchtliche Verschiedenheiten.

---

1) H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich, I, Bonn 1878, S. 110 ff. Ganz kürzlich hat auch Schumann den Vorgang abgebildet. Vergl. A. Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 103. Lief., S. 170.

Die Bildung der Rippen an den Sprossen aller von uns untersuchten Arten ist von den Blättern abhängig. Tritt eine neue Blattzeile auf, so entsteht auch eine neue Rippe; erlischt eine Zeile, so endigt damit auch die Rippe. Diese stellt nichts als eine local gesteigerte Rindenbildung des Stammes dar, die durch die basalen Theile der Blätter verursacht wird.

Wie wiederholt hervorgehoben, stimmen die im Vorstehenden angeführten Thatsachen mit der Darstellung Hofmeister's nicht überein. Wenn wir dennoch zunächst versuchen, sie damit in Einklang zu bringen, so geschieht dies erstens deshalb, weil sich die Lehre Hofmeister's durch ihre grosse Einfachheit empfiehlt; zweitens darum, weil sie der Ausgangspunkt für alle späteren, das gleiche Ziel verfolgenden Bestrebungen geworden ist.

In der That lässt sich zeigen, dass die von uns beobachteten Verhältnisse zwar nicht mit dem empirischen Satze des grossen Morphologen, wohl aber unter gewissen Voraussetzungen mit der Hypothese vereinbar sind, die er zur Erklärung des Entstehens der Neubildungen über den grössten Lücken am Scheitel gegeben hat. Man kann sie damit in Uebereinstimmung bringen auf dreierlei Weise: Erstens durch die Annahme, dass die Wirkungszonen der einzelnen Neubildungen (s. S. 472) inconstant seien; oder zweitens durch die Voraussetzung, dass die Widerstände über den Lücken inconstante Grösse haben; oder endlich drittens durch die Annahme, dass beide, die Wirkungszonen der Neubildungen und die Widerstände über den Lücken inconstant seien.

Es möge zunächst die erste der drei Annahmen als zutreffend betrachtet und die Folgerungen daraus an einigen Beispielen gezogen werden. Als solche sollen vorab die bei Lepismium radicans vorkommenden Verhältnisse dienen. Da hier unter normalen äusseren Bedingungen zwei-, drei- und vierzeilige Vegetationspunkte auftreten, so müssten sich die Wirkungszonen der jungen Anlagen an verschiedenen Sprossen bald auf 180°, bald auf 120°, bald nur auf etwa 90° erstrecken. Die unter den gleichen Bedingungen auftretenden Uebergänge von einer Stellung zur andern fordern ferner die Voraussetzung, dass die Wirkungszonen der Anlagen an demselben Sprosse sich aus unbekannten Ursachen plötzlich ändern können; beim Uebergange vom vier- zum zweizeiligen Spross z. B. müsste sie auf beiden Seiten von ungefähr 90° auf 180°, beim Uebergange vom drei- zum

zweizeiligen Gliede von 120° auf 180° wachsen. Wir wären endlich zu der Annahme gezwungen, dass die Wirkungszonen auf den beiden Seiten einer Anlage aus unbekannten Ursachen ungleich werden können. Denn wenn z. B. am Vegetationspunkte mit decussirter Stellung plötzlich eine Anlage ausbleibt, so könnte dies nur deshalb geschehen, weil die Wirkungszonen der beiden letzten Anlagen auf der einen Seite von 90° auf 180° wüchsen, während sie auf der andern unverändert blieben.

Einfacher würden sich die Stellungsänderungen erklären, die in Folge des Wechsels der äusseren Bedingungen an den Scheiteln der Phyllocactus-Formen eintreten. Wenn nach längerer Verdunkelung der Spross den zweizeiligen Vegetationspunkt in einen dreizeiligen übergehen lässt, so könnte man annehmen, dass durch den Wechsel der Bedingungen direct oder indirect die Wirkungszonen der Anlagen von 180° auf 120° herabgesetzt wären, indess bei der Wiederbeleuchtung der umgekehrte Vorgang stattfände. — Hierbei darf aber nicht übersehen werden, dass auch an den Sprossen der Objecte, mit denen die Versuche ausgeführt wurden, unter normalen Bedingungen Uebergänge von einer Stellung zur andern vorkommen und dass für diese demnach dieselben Annahmen erforderlich wären, die wir für die Blattanlagen am Scheitel der Sprosse des Lepismium machen mussten.

Soviel zur ersten der drei Annahmen. Wollte man statt ihrer der zweiten den Vorzug geben, so würde man in Beziehung auf die Widerstände in den Lücken analoge Folgerungen zu entwickeln haben, wie sie eben für die Wirkungszonen der Neubildungen gezogen wurden. Darauf aber, sowie auf die nähere Behandlung der dritten Annahme dürfen wir hier füglich verzichten.

Unter der Voraussetzung, dass eine der drei eben erwähnten Annahmen richtig sei, lassen sich die an den Scheiteln unserer Pflanzen vorkommenden Erscheinungen zwar nicht mit dem empirischen Satze, wohl aber mit der Hypothese Hofmeister's vereinigen, dass die neuen Sprossungen da entstehen, wo die ihrer Bildung entgegenstehenden Widerstände am geringsten sind. Diese selbst aber würden lediglich bestimmt durch die Neubildungen und die dazwischen liegenden Lücken. Nicht die rein räumlichen Verhältnisse, Umfang der neuen Anlagen und der Zwischenräume, wären somit das Entscheidende, sondern die Summe der Widerstände, die bei

jeder neuen Sprossung zu überwinden sind; diese aber könnte in einer kleinen Lücke grösser sein, als in einer grossen, und sich in einer grossen so steigern, dass dadurch jede Neubildung verhindert würde. Der Scheitel hätte unter diesen Umständen nach wie vor keine ortsbestimmende Bedeutung. Die äusseren Bedingungen, deren Wirkung wir in dieser Arbeit nachgewiesen haben, wären dann nur insofern von Einfluss, als sie auf die fraglichen Widerstände in verminderndem oder steigerndem Sinne einwirkten.

Nicht nur die Hypothese Hofmeister's, sondern auch die ihr nahe verwandte Anschlusstheorie Schwendener's bliebe unter der gegebenen Annahme für unsere Objecte bestehen.

Erwägt man aber, wie mangelhaft unsere gesammte Kenntniss der mechanischen Vorgänge bei allen Gestaltungen am lebendigen Körper ist, wieviel Unerklärtes auch die besten Theorien übrig lassen, so gelangt man vielleicht zu einer anderen Auffassung der Dinge. Man kann fragen, ob nicht dem Scheitel eine andere Bedeutung zukomme, als Hofmeister und besonders Schwendener[1]) ihm beilegen; ob nicht die ältere, hauptsächlich von Nägeli begründete Ansicht den Vorzug verdiene, nach der die Ursachen, welche den Ort der Neubildungen am Vegetationspunkte bestimmen, vor allem in diesem selbst zu suchen sind. Gerade die uns beschäftigenden Scheitel scheinen für diese Auffassung zu sprechen. Hiernach hätten zwar auch die vorhandenen Anlagen Bedeutung insofern, als sich an ihren Stellen keine neuen bilden können. Allein wie der verfügbare Raum verwerthet, ob eine Lücke enger oder weiter werden, ob sie eine neue Anlage hervor bringen soll oder nicht: dies Alles hinge von Ursachen ab, die vom Scheitel aus wirken. Möglich, ja wahrscheinlich wäre freilich dabei, dass dieser selbst wieder von den älteren Theilen des Sprosses aus beeinflusst würde, dass sie und der Scheitel in einer den Ort seiner Anlagen mitbestimmenden Correlation ständen.

Entspräche die zweite Ansicht der Wirklichkeit, dann würden Licht und Dunkelheit ihren Einfluss entweder nur auf den Scheitel, oder auf ihn und die mit ihm in Correlation stehenden Theile aus-

---

1) Man vergleiche ausser der schon angegebenen Literatur den Aufsatz Schwendener's „Ueber Scheitelwachsthum und Blattstellungen". Sitzungsber. d. K. Preuss. Akademie d. Wissenschaften zu Berlin, Sitz. v. 22. Oct. 1885, S. 7 des Sonderabdruckes.

üben; sie würden in der Art disponirend wirken, dass die Blätter bald nach der einen, bald nach der anderen Ordnung entständen.

Soviel über die beiden Deutungen der Vorgänge an unsern Scheiteln. Welche von ihnen nun mit den thatsächlichen Verhältnissen übereinstimmt oder, vielleicht besser gesagt, diesen am nächsten kommt, lässt sich zur Zeit nicht entscheiden. Dem unbefangenen Beobachter wird die zweite als näher liegend erscheinen; doch ist sie mit dem Mangel behaftet, dass sie keinen Einblick in die Mechanik der Entwickelungs-Processe am Vegetationspunkt gewährt; sie zeigt eigentlich nur erst den Weg, auf dem die Erklärung zu suchen ist. Dem gegenüber gewährt die erste Deutung in causaler Hinsicht eine gewisse Befriedigung. Um diese aber zu gewinnen, bedarf es der Stützen von Hülfsannahmen, die mancherlei Zweifeln begegnen werden.

Bei der Untersuchung der Ursachen, welche die verschiedenen Blattstellungen bewirken, ist man bisher beim Studium des Vegetationspunktes stehen geblieben; alle Constructionen und Schlüsse stützen sich auf die nächste und unmittelbare Beobachtung des Scheitels und seiner Organe. Was jenseits dieser Dinge lag, ist so gut wie nicht beachtet oder sogar als der heutigen Forschung unzugänglich bezeichnet worden. Wohl am deutlichsten hat dies Schumann[1]) ausgesprochen. Zahl und Ort der Neubildungen am Scheitel werden nach ihm lediglich durch den verfügbaren Raum bestimmt; ist dieser gegeben, so folgt die Neubildung alsbald. Das aber, was den Raum schafft, entzieht sich der Untersuchung. „Dass gerade die zur Bildung eines bestimmten Blattarrangements nothwendigen Räume in genau der bestimmten Grösse und genau derselben Wiederholung geschaffen werden, ist für unsern Verstand heute ebenso unfassbar, wie alle die Erscheinungen, welche durch die complexen Actionen der Inhärenz hervorgerufen werden." Das erbliche Element, das man früher allgemein in der Ordnung der Glieder erblickte, und hier und da wohl auch heute noch erblickt, wird von Schumann demnach um einen Schritt nach rückwärts verlegt.

Aus unserer Arbeit geht hervor, dass die Ansicht Schumann's in der aufgestellten Form unhaltbar ist. Wir haben gezeigt, dass man die Ursachen, welche die Blattstellung bewirken, nicht bloss in den Raumverhältnissen am Scheitel zu suchen hat.

1) K. Schumann, Morphologische Studien, Heft I, Einleitung S. X.

Bei den von uns behandelten Objecten sind die räumlichen Beziehungen am Scheitel, ist das Verhältniss zwischen ihm und seinen Bildungen durch äussere Bedingungen zu beeinflussen; die Stellung der Blätter und der mit ihr zusammenhängende Theil der Sprossgestalt erweist sich als von den Bedingungen theilweise abhängig. Damit ist die Untersuchung über die bisher gesteckte Grenze hinaus erweitert. Wir meinen, es habe auf diesem, wie auf manchen anderen Gebieten der Morphologie nunmehr der experimentirende Physiolog einzusetzen und zu versuchen, die hier gestellten Probleme auf seine Weise zu lösen.

Das äussere Agens, dessen Wirkung auf die Blattstellung in dieser Arbeit festgestellt wurde, ist das Licht. Es wird zu entscheiden sein, ob auch andere äussere Kräfte, vor Allen die Schwere, bei anderen Pflanzen von Einfluss sind. Wohl zu erwägen ist ferner, ob nicht an die Stelle der äusseren auch innere Ursachen treten können. Auf solchen beruhen wahrscheinlich die bei manchen Cereus-Arten vorkommenden Aenderungen in der Zeilenzahl. Ist diese Ansicht richtig, dann haben wir nur noch einen Schritt zu der Annahme, dass innere Ursachen auch Spiralstellung hervorrufen könnten, die dann unabhängig von allem Contact wäre.

Schliesslich sei noch ein Punkt berührt. Es könnte die Frage aufgeworfen werden, ob die in der vorliegenden Arbeit besprochenen Gewächse nicht eine besondere Stellung einnehmen, die nicht gestatte, von ihnen Schlüsse auf anders gebaute normale Gestalten zu ziehen. Man erinnere sich, dass Schwendener die Pflanzen mit ausgesprochener Kantenbildung, wie die Cyperaceen und die gerippten Cacteen als eine eigene Gruppe hinstellt, in der die Kantenbildung einen Einfluss auf die Blattstellung haben soll. Darauf wäre zu antworten, dass sich bei habituell ähnlichen Arten aus andern Familien, z. B. den Euphorbien, analoge Verhältnisse finden werden, wie bei unseren Cacteen. Eine vorläufig unternommene Umschau lässt aber vermuthen, dass auch auf ganz verschiedenen Gebieten Verhältnisse vorkommen, die den hier erörterten nahe stehen. Immerhin dürfte der Einfluss des Lichtes nur in einer beschränkten Anzahl von Fällen so bedeutungsvoll sein wie bei den alaten Cacteen. Weitere Untersuchungen werden über diese und verwandte Fragen Klarheit zu bringen haben.

Figuren-Erklärung.

Tafel XXI.

Fig. 1. Phyllocactus Form I. Gewöhnlicher zweiflügeliger Spross, an dem die $\frac{1}{2}$-Stellung der Blätter schon unmittelbar über der Ansatzstelle beginnt; nur die ersten Blätter und deren Achselproducte zeigen abweichende Ordnung.

Fig. 2. Phylloc. F. I. Spross, seiner ganzen Länge nach mit drei Flügeln versehen.

Fig. 3. Phylloc. F. I. Oberer Theil eines Gliedes, dessen $\frac{1}{2}$-Stellung durch Verdunkelung in $\frac{1}{3}$ übergeführt worden war, und der nach längerer Einwirkung des Lichtes die eine Rippe wieder verlor. Der untere etiolirte Theil, der in seiner basalen Region mit Blättern nach $\frac{1}{2}$, in der darauf folgenden mit solchen nach $\frac{1}{3}$-Stellung besetzt war, fehlt in der Figur. Das gezeichnete Stück ist nach der Wiederbeleuchtung entstanden. Das Licht fiel von vorn ein; dementsprechend ist die Orientirung der zwei bleibenden Flügel nach dem Schwinden des vordern dritten und ferner die Stellung des kleinen seitlichen Gliedes rechts.

Fig. 4. Phylloc. F. I. Spross unter normalen Bedingungen entstanden. Er beginnt mit fünf Zeilen, von denen zwei bald aufhören, die hintere und die links vorn stehende. Die übrig bleibenden drei Rippen orientiren sich ziemlich genau nach $\frac{1}{3}$-Stellung. Ueber der Mitte des Sprosses hört noch der eine Flügel auf, und von da an nimmt das Glied die flache zweiflügelige Gestalt an.

Fig. 5. Phylloc. F. II. Vergeilter Spross, dessen Blätter unten in zwei, oben, von *a* an, in vier Zeilen geordnet sind.

Fig. 6. Phylloc. F. I. Scheitelansicht des in Fig. 8 gezeichneten Sprosses.

Fig. 7. Phylloc. F. I. Junges Glied mit drei Zeilen, das schon an der Basis beginnt, seine Rippen auszubilden. Vergl. Fig. 10.

Fig. 8. Phylloc. F. I. Abnormer Cereus-artiger Spross mit vier Rippen und reichlicher Stachelbildung; das Gewebe ist fleischiger als an den gewöhnlichen Trieben. Unter normalen Bedingungen entstanden.

Fig. 9. Phylloc. F. I. Eigenthümlicher Spross, der unten zwei, darauf vier zu je zweien genäherte Zeilen führt, sich dann verschmälert und auf längerer Strecke mit nur zwei Zeilen besetzt ist, bis endlich in der Nähe des Scheitels fünf Zeilen auftreten.

Fig. 10. Phylloc. F. I. Junger Spross, der an der Basis stielrund, darüber mit drei schwach vortretenden Rippen versehen ist. An derselben Pflanze und unter denselben Bedingungen wie das in Fig. 7 abgebildete Glied entstanden.

Fig. 11. Phylloc. F. I. Zweiflügeliger Spross, der unter einer dunkeln Hülle drei Zeilen gebildet hat.

Fig. 12. Phylloc. F. III. Ein Glied, dessen $\frac{1}{2}$-Stellung in Folge der Verdunkelung zunächst in alternirende $\frac{1}{3}$, sodann am Scheitel in ein höheres Verhältniss übergegangen ist.

Tafel XXII.

Fig. 1. Phyllocactus Form I. Spross, dessen oberer Theil mit einer Stanniolhülle umgeben wurde, Form der letzteren.

Fig. 2. Phylloc. F. I. Ein mit drei Zeilen versehenes Glied, dessen Blätter am Scheitel eben $\frac{1}{2}$-Stellung angenommen hatten, als es verdunkelt wurde. Unter der Hülle ordneten sich die nächsten Blattanlagen noch nach $\frac{1}{2}$ an; dann aber trat wieder $\frac{1}{3}$ ein. Nachdem dies geschehen, wurde die Hülle entfernt, worauf die Ausbildung der Flügel begann. Der Uebergang zu $\frac{1}{2}$-Stellung fand hier bis zum Abschluss des Wachsthums nicht mehr statt. — In dieser Figur, wie in allen übrigen, die im Dunkeln entstandene Sprosstheile darstellen, wurden die an diesen bekanntlich fast regelmässig auftretenden Adventiv-Wurzeln aus nahe liegenden Gründen nicht gezeichnet. Nur in ein paar Fällen deutete man ihre Ansatzstellen durch kleine Kreise an.

Fig. 3. Phylloc. F. I. Spross mit $\frac{1}{2}$-Stellung, der bald nach seinem Hervortreten in einen dunkeln Raum geleitet wurde. In diesem blieb am stielrunden Gliede die $\frac{1}{2}$-Ordnung auf längerer Strecke erhalten, ging dann aber in $\frac{1}{3}$ über. Als später die Hülle abgenommen wurde, entstanden nach und nach drei wohl entwickelte Flügel, von denen aber in der Folge einer ausfiel, sodass das Glied flach zweirippig endete. Zwischen den in der Figur dargestellten beiden Theilen des Sprosses fehlt ein kurzes Stück mit $\frac{1}{2}$-Stellung.

Fig. 4. Phylloc. F. II. Oberer und mittlerer Theil eines Gliedes, dessen langer unterer, etiolirter Theil in der Zeichnung nicht wiedergegeben wurde. Die Verdunkelung begann gleich beim Hervortreten des Sprosses aus dem Boden. Der Querschnitt war auf der ganzen vergeilten Strecke stielrund, die Stellung der Blätter unverändert $\frac{1}{3}$. Als endlich die Hülle beseitigt wurde, begann das Glied sich Anfangs sehr langsam, dann aber auf kurzer Strecke stark zu verbreitern; auf dieser fand dabei eine geringe Torsion statt. An dem in Folge der Last seines oberen Theiles sich beugenden Sprosse entstand auf der Krümmung ein Seitenglied, dessen Blattstellung in geringer Entfernung von der Ansatzstelle in $\frac{1}{2}$ überging.

Fig. 5 u. 6. Phyllocactus hybr. Flacher Spross, zu dessen zwei Rippen sich plötzlich eine dritte gesellte, die mit der Ebene der beiden ersten einen Winkel von 90^0 bildete. Fig. 5 die hintere, Fig. 6 die vordere Ansicht.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Phyllocactus hybr. Ein Spross, der anfänglich 11 Zeilen besass, die aber nach und nach bis auf zwei ausfielen. Das Glied war vermuthlich der ersten Anlage nach eine Blüthe, welche sich jedoch aus unbekannten Ursachen zu einem Laubspross gestaltete.

Fig. 2 u. 4. Phylloc. F. II. Fig. 4 oberer Theil eines ausgebildeten Gliedes, das durch Verdunkelung zu neuem Wachsthum angeregt worden war. Als der Zuwachs die in der Figur gegebene Länge erreicht hatte, wurde die Hülle entfernt. Die nunmehr bis zum Schlusse der Vegetationsperiode erlangte Gestalt stellt Fig. 2 dar.

Fig. 3. Phylloc. spec. Spross mit anfänglich sechs Zeilen, von denen allmählich vorn und hinten je zwei ausfielen, sodass endlich die breit zweiflügelige Form erreicht wurde.

Fig. 5. Phylloc. F. II. Querschnitt eines normalen Sprosses in natürlicher Grösse. Der kleine Kreis in der Mitte stellt den Umriss des Holzkörpers dar. Die Rindenstränge wurden hier und in den folgenden Figuren nicht gezeichnet.

Fig. 6. Phylloc. F. I. Querschnitt eines zweiflügeligen Gliedes.

Fig. 7. Phylloc. F. I. Fast stielrunder Querschnitt eines vergeilten Triebes. Der innere Umriss giebt den Holzkörper an wie in den früheren Figuren.

Fig. 8. Phylloc. F. I. Querschnitt eines dreizeiligen, vergeilten Sprosses.

Fig. 9. Phylloc. F. I. Querschnitt eines unter normalen Bedingungen entstandenen dreiflügeligen Gliedes.

Fig. 10. Phylloc. F. I. Wie Fig. 8.

Fig. 11. Phylloc. F. II. Zweizeiliger, im Wachsthum begriffener Spross, der mit einer verdunkelnden Hülle umgeben wurde und unter dieser einen stielrunden, zweizeiligen Zuwachs bildete, dann aber sein Wachsthum einstellte. Aus seinem Scheitel entwickelten sich später zwei Sprosse, ein ganz kurz bleibender, fünfzeiliger und ein längerer mit decussirter Stellung. Als dieser Trieb endlich der Wirkung des Lichtes ausgesetzt wurde, ging seine Blattstellung rasch in $\frac{1}{2}$ über, von *a* an, und er nahm etwas abgeplattete Gestalt an. Dann aber stand sein Wachsthum still, und er starb früh ab.

Fig. 12. Phylloc. hybr. Alater Spross, der an seinem Scheitel ein Glied trägt, das unten acht Zeilen besitzt, von denen zunächst drei, später noch zwei ausfallen, so dass oben nur noch drei Flügel vorhanden sind.

Fig. 13 u. 14. Phylloc. spec. Zweizeiliger Spross, der auf kurzer Strecke mit zwei Blättern eine dritte Rippe bildet, die aber nach dem Aufhören der Blattzeile wieder schwand. Fig. 14 stellt das Glied von vorn, Fig. 13 von der Seite betrachtet dar. In der Region der dritten Rippe zeigen die beiden anderen Flügel das Bestreben, sich nach $\frac{1}{3}$ zu stellen, nehmen aber nach dem Aufhören jener Rippe ihre frühere Stellung wieder ein.

Fig. 15. Phylloc. F. I. Querschnitt eines dreiflügeligen Sprosses, der unter einseitiger Beleuchtung entstanden war. Die stärkere, in der Zeichnung nach oben gewandte Rippe ist auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite gebildet. S. Text S. 454.

Tafel XXIV.

In den auf dieser und der folgenden Tafel dargestellten Scheitelbildern sind nur die Umrisse der Organe gegeben. Diese wurden so genau wie möglich mit der Camera lucida gezeichnet. Waren die Contouren der Neubildungen nur erst eben erkennbar, so fand ihre Andeutung durch punktirte Linien statt. Besonders ist dies bezüglich der inneren Umrisse der jüngsten Blätter in den Querschnittszeichnungen zu bemerken, die, wie der Längsschnitt lehrt, sich erst etwas später als die äusseren deutlich abheben. Fast alle Scheitelzeichnungen wurden bei 100-facher Vergrösserung hergestellt; bei den kleineren wurde diese in der Wiedergabe auf der Tafel beibehalten, bei den grösseren dagegen durch den Lithographen auf $^{2}/_{3}$ verkleinert.

Fig. 1 $\left(\frac{100}{1}\right)$. Lepismium radicans. Scheitel eines kräftigen, zweizeiligen Sprosses im Querschnitt.

Fig. 2 $\left(\frac{100}{1}\right)$. Lep. rad. Scheitel mit drei Blattzeilen.

Fig. 3 $\left(\frac{100}{1}\right)$. Lep. rad. Aehnlicher Scheitel.

Fig. 4 $\left(\frac{100}{1}\right)$. Lep. rad. Scheitel mit decussirter Blattstellung.

Fig. 5 $\left(\frac{100}{1}\right)$. Lep. rad. Vegetationspunkt mit drei Zeilen, von denen aber die zwei unteren weiter von einander entfernt sind, als diese beiden von der dritten. Das Ganze mit Andeutung von Dorsiventralität.

Fig. 6 $\left(\frac{100}{1}\right)$. Lep. rad. Scheitel mit $\frac{1}{2}$-Stellung, kleiner als der in Fig. 1 dargestellte. Die punktirten Linien geben den Umriss der Achse auf der Höhe der zweiten Blattanlage an.

Fig. 7 $\left(\frac{100}{1}\right)$. Lep. rad. Scheitel eines Sprosses, an dem die decussirte Stellung in $\frac{1}{2}$ übergeht. Unten hat das Glied vier Zeilen. Die Veränderung wird dadurch eingeleitet, dass über dem älteren Blattpaar kein Quirl, sondern nur eine Anlage entsteht; an Stelle der ausgebliebenen ist eine grosse Lücke vorhanden. Von den beiden sich anschliessenden jüngsten Gliedern ist das untere ein wenig nach der Lücke hin, d. h. im Sinne der Herstellung der $\frac{1}{2}$-Stellung, verschoben. Zu vergleichen mit Fig. 4.

Fig. 8—12 (Fig. 8 bei $\frac{100}{1}$, Fig. 9—12 bei $\frac{40}{1}$). Lep. rad. Uebergang der decussirten zur $\frac{1}{2}$-Stellung in der von der gewöhnlichen abweichenden Art. Die kleinen Kreise deuten die Rindenstränge, der innere Contour den äusseren Umriss des Holzkörpers an. Fig. 12 zeigt den Querschnitt durch das letzte noch mit vier Kanten versehene Internodium, rechts die Basis des untern Blattes des einen Quirles mit den eben eintretenden Gefässbündeln, die Stränge des gegenüberliegenden zugehörigen Blattes verlaufen schon in der Rinde. — Fig. 11. Querschnitt durch das nächst höhere Internodium; hier hat die eine Zeile aufgehört, die drei andern nehmen aber noch ihren ursprünglichen Ort ein. — Fig. 10. Hier ist noch eine Zeile ausgefallen, und zwar eine, die von der zuerst geschwundenen nur um 90° entfernt war. Die beiden bleibenden Zeilen beginnen eben auseinander zu weichen. — Fig. 9. In dieser Region liegen die beiden Zeilen, wenn auch noch nicht völlig, so doch beinahe gegenüber. — Fig. 8 endlich giebt den Scheitel, dessen beide jüngsten Blätter sich der Divergenz von 180° nähern.

Fig. 13, 14 u. 15 (annähernd $\frac{20}{1}$). Lep. rad. Einfacher Uebergang von der decussirten zur $\frac{1}{2}$-Stellung. Schnitte durch drei aufeinander folgende, dicht unter dem Vegetationspunkte gelegene Internodien geführt. In Fig. 15 sind noch vier Kanten, den vier Zeilen entsprechend, vorhanden; in Fig. 14 sind zwei gegenüberliegende Zeilen ausgefallen; Fig. 13 giebt das nächst jüngere Internodium. Der Vegetationspunkt zeigt die in Fig. 6 dargestellte Anordnung.

Fig. 16—19 (Fig. 16 $\frac{67}{1}$, Fig. 17—19 annähernd $\frac{27}{1}$). Lep. rad. Uebergang der decussirten in $\frac{1}{2}$-Stellung. Fig. 19 giebt den Querschnitt des noch vier-

zeiligen Sprosses. Im zweiten Knoten darüber ist die eine Zeile ausgefallen, das nächste Internodium, Fig. 18, zeigt die Lücke. In Fig. 17 lässt sich an den Bündeln und Kanten schon der Beginn der Umordnung nach $\frac{1}{2}$ erkennen, der sich am Vegetationspunkte, Fig. 16, beinahe vollzogen hat.

Fig. 20 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Lep. rad. Umriss des senkrecht zur Mediane der Blätter geführten Längenschnittes eines zweizeiligen Sprosses.

Tafel XXV.

Fig. 1 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Lepismium radicans. Medianer Längenschnitt durch den Scheitel eines zweizeiligen Sprosses, rechts die jüngste Blattanlage. Auf der Basis des vierten Blattes beginnt eben die Bildung des Achselsprosses.

Fig. 2 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Lep. rad. Medianer Längenschnitt durch einen Scheitel mit $\frac{1}{3}$-Stellung; der Blattreihe gegenüber ist der Scheitel kahl.

Fig. 3 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Lep. rad. Aehnliches Bild wie Fig. 1.

Fig. 4 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Phyllocactus F. I. Scheitel eines Sprosses mit $\frac{1}{3}$-Stellung im Querschnitt. In der Achsel des ältesten Blattes sind drei Stachelanlagen durchschnitten, ebenso auf der des nächstjüngeren Blattes. Spross unter normalen Bedingungen gebildet. Die punktirten Stellen an den älteren Blättern deuten die Orte mit dichtester Behaarung an.

Fig. 5 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Phylloc. F. I. Scheitel, der den Uebergang von der $\frac{1}{3}$- zur $\frac{1}{2}$-Stellung zeigt. Die Blätter 1, 2, 3 stehen noch nach $\frac{1}{3}$-Ordnung. Blatt 4 weicht ab, und mit der Anlage 5 u. 6 wird fast schon die $\frac{1}{2}$-Stellung erreicht. Trieb im Dunkeln erwachsen.

Fig. 6 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Phylloc. F. I. Scheitel mit $\frac{1}{3}$-Stellung im Dunkeln vor dem Uebergange zur $\frac{1}{2}$-Stellung gebildet.

Fig. 7 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Phylloc. F. I. Scheitel mit $\frac{1}{3}$-Stellung, unter normaler Beleuchtung entstanden.

Fig. 8 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Phylloc. F. I. Scheitel mit $\frac{1}{2}$-Stellung, die im Dunkeln aus $\frac{1}{3}$ hervorgegangen war.

Fig. 9 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Phylloc. F. I. Scheitel mit $\frac{1}{2}$-Stellung, einige Zeit nach der Verdunkelung des Sprosses präparirt.

Fig. 10 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Phylloc. F. I. Scheitel mit $\frac{1}{3}$-Stellung eines unter normalen Bedingungen erzeugten Sprosses.

Fig. 11 $\left(\frac{67}{1}\right)$. Phylloc. F. I. Medianer Längenschnitt des Scheitels eines zweizeiligen Sprosses, der unter normalen Bedingungen entstanden war. Die Blätter sind dem Alter nach mit f^1, f^6 u. s. w., die von den Achselsprossen erzeugten Stacheln mit *ac* bezeichnet.

Abhandlungen über Flechten.

Von

J. Reinke in Kiel.

I.

Das Podetium von Cladonia.

Mit 7 Holzschnitten.

Auf alle Botaniker, die sich mit Flechten beschäftigten, hat die Gattung Cladonia von jeher eine besondere Anziehungskraft ausgeübt durch die Vielgestaltigkeit und Eigenthümlichkeit ihrer Formen. Abgesehen von den allgemeineren lichenologischen Werken sind aus der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts zwei wichtige Monographien zu verzeichnen: Flörke, de Cladoniis, difficillimo lichenum genere, commentatio nova (Rostock 1828) und Wallroth, Naturgeschichte der Säulchen-Flechten (Naumburg 1829), von denen namentlich die Flörke'sche Schrift sich bis auf den heutigen Tag als brauchbar und werthvoll erweist.

Ungefähr 60 Jahre sind dahingegangen bis zum Erscheinen erneuter monographischer Bearbeitungen dieser Flechtengattung. Im Jahre 1867 erschien zu Helsingfors der erste (bisher leider einzige) Band von Wainio's Monographia cladoniarum universalis, dem 1891 die ausgezeichnete Arbeit von Krabbe: Entwickelungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia folgte.

Während seine Vorgänger hauptsächlich die Beschreibung und systematische Gruppirung der Arten, Unterarten und Formen als Ziel sich gesetzt hatten, hat Krabbe sich vorwiegend der Entwickelungsgeschichte der Cladonien zugewandt und durch die glänzende Lösung seiner Aufgabe eine wesentliche Lücke unseres Wissens ausgefüllt.

Ich kann gestehen, dass ich selten eine botanische Arbeit mit grösserem Genuss und grösserer Freude gelesen habe, als die genannte, nach Inhalt und Darstellung gleich vortreffliche Schrift von Krabbe. Dennoch kann ich mich mit einer Folgerung, die Krabbe aus seinen, gewiss unanfechtbaren, thatsächlichen Beobachtungen zieht, nicht einverstanden erklären: Dies ist seine Deutung der morphologischen Natur des Podetiums. Während alle seine Vorgänger das Podetium zum Thallus rechnen, erklärt Krabbe dasselbe für die Frucht von Cladonia, wobei es ihm ganz gleichgültig ist, ob das Podetium steril oder fertil, ob es Apothecien trägt oder Pycniden (Conidienfrüchte) oder beide zusammen. Wenn nun auch Krabbe selbst zugiebt (S. 7), dass diese seine Deutung des Podetiums keineswegs als das Hauptergebniss seiner Arbeit anzusehen sei, so durchzieht dieselbe doch wie ein rother Faden die ganze Darstellung, und der Verfasser gelangt sogar zu dem Satze (S. 4), „dass es sich in dieser Ansicht über die morphologische Natur der Podetien nicht etwa um hypothetische Deutungen handelt, sondern um nackte Thatsachen, die sich aus der Entwickelungsgeschichte direct ergeben und jede andere Deutung ausschliessen".

Obgleich es Krabbe keineswegs gelungen ist, mit dieser Behauptung meine eigene Ueberzeugung, dass das Podetium von Cladonia als Thallus angesehen werden müsse, zu erschüttern, bin ich doch gerne bereit, einzuräumen, dass Krabbe in völlig logischer und consequenter Schlussfolgerung zu seiner Auffassung gelangt ist, und dass Jeder zu dem gleichen Ergebnisse kommen wird, wenn er von denselben Principien und Prämissen ausgeht, wie Krabbe. Da ich nun das Endglied in Krabbe's Schlussfolgerung für irrig halte, so ergiebt sich daraus für mich mit Nothwendigkeit, dass das Anfangsglied der Reihe, das Princip, von dem Krabbe ausgeht, nicht stichhaltig sein kann. Dies Princip ist aber kein geringeres als dasjenige, welches die ganze moderne Morphologie beherrscht, der Grundsatz nämlich, dass der morphologische Charakter eines Organs aus seiner Entwickelungsgeschichte gefolgert werden könne und müsse. Es hatte aus diesem Grunde für mich einen besonderen Reiz, den Ursachen der Meinungsverschiedenheit zwischen mir und Krabbe nachzugehen und sie aufzudecken. Denn es ergiebt sich daraus für mich die weitere Folgerung, dass die bedingungslose Anwendung des entwickelungsgeschichtlichen Princips auf morphologische Erklärungen

zu Ungereimtheiten führen kann; als eine solche aber erscheint mir die Deutung steriler Podetien von Cladonia rangiferina, uncialis u. s. w.[1]) als Früchte.

Bisher bezeichnete man als Früchte bei Flechten die Apothecien und Pycniden, wie sie beispielsweise in den Gattungen Ramalina, Parmelia, Lecanora uns entgegentreten. Hauptsächlich aus dem Grunde, dass die Podetien von Cladonia ähnlich den Apothecien von Ramalina u. s. w. ihren Ursprung nehmen, erklärt sie Krabbe für Früchte. Die Homologie in der Entstehung soll entscheidend sein für ihre morphologische Bedeutung.

Es ist dies eine Betrachtungsweise, die ich mich nicht enthalten kann, für einseitig zu erklären, obgleich sie die in der Wissenschaft wohl immer noch herrschende ist. Denn es ist ein willkührliches, der Natur keineswegs entsprechendes Verfahren, die Entstehungsgeschichte eines Organs in der Frage nach dessen morphologischer Bedeutung als entscheidend gelten zu lassen. Warum sollte man nicht mit gleichem Rechte, oder vielleicht mit einem grösseren ein anderes Prinzip als massgebend anerkennen, z. B. dass nur die Beschaffenheit im ausgebildeten Zustande, oder dass die Function bei morphologischen Erwägungen allein den Ausschlag zu geben habe? Auch das wäre ein einseitig dogmatischer Standpunkt, doch liesse sich immerhin darüber rechten, welches der bessere ist. Ich würde mir die Präponderanz des entwickelungsgeschichtlichen Prinzips schon weit eher gefallen lassen, wofern nur seine Anhänger wirklich die ganze Entwickelung eines Organs und nicht nur die ersten Stadien derselben als entscheidend ansehen wollten, da im Gegentheil Höhepunkt und Endstadium der Entwickelung die wichtigeren sind, und erst in ihnen die characteristische Natur klar zu Tage tritt. Laubblatt und Blumenblatt einer Pflanze entstehen

---

1) Mit Cl. uncialis (= stellata) ist Krabbe ein kleines Missgeschick passirt. Auf S. 13 seiner Arbeit reiht er sie denjenigen Arten an, deren horizontaler Thallus krustenförmig ist; er sagt, sie gehöre wahrscheinlich zu diesen, sofern bei Cl. uncialis „überhaupt noch ein Thallus existiren sollte“. — Dazu ist zu bemerken, dass wenn diese Art gar keinen Horizontalthallus besässe, sie nach Krabbe's Auffassung nur aus Früchten bestehen würde. In Wirklichkeit liegt die Sache aber doch anders. Krabbe hat nämlich übersehen, dass Wainio (l. c., S. 257) den Horizontalthallus von Cl. uncialis eingehend beschrieben hat, und dass derselbe aus kleinen ½—1 mm langen, blattartigen Schuppen besteht.

als ganz ähnliche Primordien, ihre grosse und wesentliche Verschiedenheit enthüllt erst der ausgewachsene Zustand; man würde sich selbst die Thatsachen verschleiern, wollte man bei Erklärung der beiden Begriffe die Uebereinstimmung in der Entstehung dieser Organe einseitig betonen, ja man könnte dann Gefahr laufen, zu dem absurden Schlusse zu kommen, das Laubblatt wäre ein Blumenblatt, oder das Blumenblatt ein Laubblatt. Die Entwickelungsgeschichte eines Pflanzenorgans ist eine Curve, die mit seiner Entstehung beginnt und bis dahin sich fortsetzt, wo das Organ nicht weiter wächst. Von dieser Entwickelungscurve sind alle Stadien zu berücksichtigen, die grössere Bedeutung kommt aber ihren Höhepunkten zu, den Stadien, in welchen das Organ die von der Entwickelung angestrebten Functionen versieht; denn nur diese Betrachtungsweise entspricht der Natur, von der die Wissenschaft in unserer Vorstellung ein Abbild zu zeichnen sich bemüht. In diesem Punkte berührt sich die Aufgabe der Wissenschaft mit derjenigen der Kunst, und auch der Naturforscher sollte das berühmte Wort Albrecht Dürer's beherzigen: „Denn wahrhaftig steckt die Kunst in der Natur; wer sie heraus kann reissen, der hat sie. Je genauer dein Werk dem Leben gemäss ist in seiner Gestalt, je besser es erscheint." So steckt auch die Wissenschaft in der Natur, und wir haben sie heraus zu holen. Wenn wir bei dieser Arbeit vergleichende, entwickelungsgeschichtliche oder physiologische Gesichtspunkte gesondert anwenden, so können wir dafür wohl die Entschuldigung geltend machen, dass wir uns hierdurch unsere Aufgabe erleichtern. Allein wenn wir nach geschehener Analyse die gefundenen Thatsachen in unserer Vorstellung zu einem Bilde vereinigen, dann dürfen die Linien und Farben nicht unvermittelt und ungemischt neben einander stehen, dann sollen wir die Natur reproduciren, wie sie wirklich ist, und jede einseitige Bevorzugung eines bei der Analyse angewandten Princips ist vom Uebel, da es die richtige Vorstellung erschwert, anstatt sie zu erleichtern.

Wohl ist es ein Lehrsatz, dem heute noch vielfach gehuldigt wird, dass man bei morphologischen Untersuchungen und Begriffsbestimmungen das physiologische Moment, die Function des Organs, nicht berücksichtigen dürfe; dies halte ich für genau so richtig, als wenn man in der Morphologie unseres Sonnensystems die Bewegung der Gestirne ausser Acht lassen wollte. Zu einer ungekünstelten und

wirklichen, d. h. der Natur entsprechenden Morphologie können wir nur gelangen, wenn wir unseren Blick von der physiologischen Bedeutung der Organe nicht abwenden; denn in der Natur sind Gestalt und Function miteinander verknüpft. Und thatsächlich handeln wir auch so in den wichtigsten Fällen. Ich erinnere nur an den Begriff der Blüthe. Verbinden wir nicht alle mit der Vorstellung ihrer Theile auch die Vorstellung von deren Function? Die naive, unmittelbare Anschauung der Natur wird dies immer thun, erst die wissenschaftliche Analyse zergliedert die Gesichtspunkte. Aber diese Trennung soll nicht dauern, auch ihr Ziel muss eine Gesammtanschauung sein, ein Abbild, eine Projection der Natur in unserer Erkenntniss. Denn nur darin hat sich die wissenschaftliche Anschauung von der naiven zu unterscheiden, dass sie tiefer eindringt, dass sie vollkommener ist. Eine Wissenschaft, die anderes anstrebt, die die Natur bannen will in schulgemässe Schablonen, halte ich für werthlos. Das kommende Jahrhundert wird sicher die Methode des Ausschlusses physiologischer Gesichtspunkte bei morphologischen Definitionen in die Rumpelkammer verweisen, in der das verbrauchte Geräth der Durchgangsstadien der Wissenschaft rostet. Damit soll nicht geleugnet werden, dass diese Trennung der Gesichtspunkte als Hülfsmittel bei der Analyse vorübergehend werthvolle Dienste geleistet hat.

Bevor ich daran gehe, mich mit den Argumenten und Deductionen Krabbe's im einzelnen auseinanderzusetzen, scheint es mir nützlich, die in der Gattung Cladonia obwaltenden morphologischen Verhältnisse an einigen als Beispiele herausgegriffenen Arten zu erläutern. Dabei dürften dem Leser die mitgetheilten Abbildungen nicht unwillkommen sein, da sie als Habitusbilder die prächtigen Zeichnungen der letzten vier Tafeln des Krabbe'schen Werkes ergänzen.

Die Cladonien unterscheiden sich von allen übrigen Strauch- und Laubflechten durch die eigenthümliche Ausbildung ihres Thallus. Es fragt sich hierbei zunächst, was die Wissenschaft bislang unter einem Flechtenthallus verstanden hat; doch liegt es mir fern, über den Begriff des Thallus hier eine eingehende historische Untersuchung anzustellen. Das Wort wird seit langer Zeit in ganz bestimmtem Sinne gebraucht, über seine Anwendung hat meines Wissens niemals

ein Streit oder Verwirrung geherrscht. Darum dürfte es auch genügen, das erste, beste Handbuch aufzuschlagen und nachzusehen, was dasselbe bei den Flechten unter Thallus begreift. So findet sich bei de Bary in dessen Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten (Leipzig 1866) an der Spitze des die Flechten behandelnden Abschnitts auf S. 241 der folgende Satz: „Der Körper der Flechten besteht im ausgebildeten Zustande aus einem meist stattlich entwickelten Vegetationsorgane, Thallus, Flechtenlager, welches Fructificationsorgane trägt, Apothecien, d. h. Sporenlager mit Ascis, Spermogonien, und in einzelnen Fällen auch Pycniden."

Aus diesem Satze erfahren wir, wie mir scheint, ganz genau, was man unter einem Flechtenthallus versteht oder wenigstens im Jahre 1866 verstand: nämlich denjenigen Theil des Flechtenkörpers, welcher Nährstoffe aufnimmt und assimilirt; denn diesen Sinn hat man stets mit dem Worte Vegetationsorgan verbunden.

Dass diese Auffassung des Begriffes Thallus sich in der Folge nicht geändert hat, zeigt die im Jahre 1884 unter dem Titel: Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien erschienene zweite Bearbeitung des angeführten Buches von de Bary. In diesem Werke hat der Verfasser die Flechten als selbstständige Pflanzengruppe gestrichen und zu einem Bestandtheil der Klasse der Pilze degradirt. Es gilt daher unbedingt auch für die Flechten die von de Bary auf S. 1 für den Thallus der Pilze mit folgenden Worten gegebene Definition: „Der Thallus, d. h. der gesammte, nicht als Reproductionsorgan dienende Körper der Pilze." Auch bezeichnet de Bary in diesem zweiten Werke S. 431 „Apothecien oder Perithecien nebst Spermogonien" als die Fructificationsorgane der Flechten.

Davon in erheblicher Weise abweichende Definitionen sind mir nicht bekannt geworden; auch würde ich es für verkehrt halten, derartige altüberlieferte Begriffe willkührlich zu ändern.

Wenn somit klar ist, was die Botaniker bisher unter Thallus der Flechten verstanden haben, so ist gleicherweise klar, dass Früchte oder Fruchtkörper der Flechten nur die Apothecien und Pycniden sein können.

Der Thallus von Cladonia ist ein zwiefacher, er gliedert sich in einen horizontalen und einen vertikalen Theil. Der horizontale

Thallus wird auch Primärthallus oder Protothallus genannt, der vertikale Thallus heisst bei den Lichenologen Podetium. Indem ich den letzteren Ausdruck beibehalte, werde ich im Folgenden der Kürze halber den horizontalen Thallus mit dem Worte Thallus schlechthin bezeichnen, gebrauche das Wort Thallus daher in dem gleichen Sinne wie Krabbe.

Wenn wir von den wenigen Arten mit krustenförmigem Thallus absehen, so besteht der Thallus der Cladonien aus kleineren oder grösseren, horizontalen, anscheinend transversal-geotropischen, dorsiventralen, blattähnlichen, papierdünnen Laubkörpern oder Schuppen, die bei manchen Arten die Neigung zeigen, aus der horizontalen Lage sich mehr oder weniger aufzurichten. Sie bestehen aus einem mehr weniger lockeren Hyphengewebe, dessen obere, dem Lichte zugewandte Schicht von den assimilirenden Gonidien eingenommen und von einer dicht gewebten, durchsichtigen aber festen Rinde bedeckt wird. Diese Rinde dient offenbar zum Schutze der wichtigen Gonidienschicht, in welcher nicht nur die Assimilation sich vollzieht, sondern auch die Neubildung von Organen ihren Ursprung nimmt. Die Rinde gleicht darin dem Periderma der höheren Pflanzen, dass ihre äusseren Zellenlagen absterben können, und sie dafür Ersatz aus den Hyphen der Gonidienschicht erhält.

In dieser Gonidienschicht findet auch die Anlage der Podetien statt, die also endogen entstehen und nach Durchbrechung der Rindenschicht vertikal emporwachsen. Es ist dies der einzige Ort des Thallus, an dem sie entstehen können, da sich aus der Rinde keine Neubildungen entwickeln. Soredien entstehen gleichfalls in der Gonidienzone. Wenn Krabbe den Ursprung der Podetien für ungeschlechtlich erklärt, so kann ich ihm darin nur beipflichten. Nach dem dermaligen Stande unseres Wissens dürfen wir nicht anders schliessen.

Es muss dabei allerdings eingeräumt werden, dass unsere optischen Hülfsmittel nicht ausreichen, um die Vorgänge in den Zellen derjenigen Hyphen zu durchschauen, aus denen die erste Anlage eines Podetiums hervorwächst. Wenn wir als das Wesen eines Sexualactes die Verschmelzung der Kerne zweier Zellen miteinander ansehen, so ist a priori die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass zwei Nachbarzellen einer Hyphe gegeneinander sexuell gestimmt sind, auch wenn sie an Gestalt und Grösse sich von den übrigen

nicht unterscheiden. Dass aber bei den Flechten die Querwände in den Hyphen perforirt sind und daher den Kern eventuell würden durchtreten lassen können, kann in Analogie mit den Pilzen kaum einem Zweifel unterliegen.

Das Podetium ist in seiner Primärachse negativ geotropisch, es kann einfach bleiben oder sich verzweigen, ist die Verzweigung eine baumförmige, wie bei Cl. rangiferina, furcata, uncialis u. s. w., so verringert sich der negative Geotropismus in den Aesten mit dem Grade der Verzweigung, ganz wie bei den Bäumen und Sträuchern der Blüthenpflanzen. Der Bau des Podetiums ist radiär, im Querschnitte mehr weniger kreisrund, hohl mit papierdünner Wandung, stets mit einer Gonidien führenden Schicht an der Aussenseite umkleidet, diese bei zahlreichen Arten von einer mehr oder weniger entwickelten Rinde bedeckt. Das Podetium ist also assimilirender Apparat im eminentesten Sinne. Das Flächenareal seiner assimilirenden Gewebeschicht ist meistens viel grösser als dasjenige der Thallusschuppe, aus der das Podetium hervorsprosst.

Das Podetium kann steril bleiben oder Fructificationsorgane tragen, Apothecien und Pycniden; die ersteren entspringen sehr selten, die letzteren häufig auch direct aus dem Thallus.

In Bezug auf die morphologische Bedeutung des Podetiums mag noch daran erinnert sein, dass Schwendener, wie auch Krabbe hervorhebt, die Beziehung von Thallus und Podetium mit einem förmlichen Generationswechsel vergleicht.[1]) Wainio[2]) scheint mir den Nagel auf den Kopf zu treffen, wenn er sagt, dass das Podetium durch Metamorphose aus dem Stiele des Apotheciums in einen vertikalen Thallus umgebildet sei. Denn daran ist nicht zu zweifeln: ursprünglich ist das Podetium als Fruchtstiel entstanden, der sich phylogenetisch zu einer besonderen Thallusform metamorphosirte, bei vielen Arten unter weitgehender Reduction des Urthallus.

Jetzt zu den concreten Beispielen. In Fig. 1 sind einige typische Formen von Cl. turgida gezeichnet, wie alle folgenden Abbildungen in natürlicher Grösse. *I* ist eine Pflanze mit einigen

---

1) Untersuchungen über den Flechtenthallus, I in Nägeli's Beiträgen zur wissenschaftlichen Botanik, Heft 2, S. 169.

2) l. c., S. 7.

grossen, horizontalen, rosettenförmig stehenden Thallusschuppen, die gerade bei dieser Art dazu neigen, sich mehr oder weniger aufzurichten, besonders wenn die Pflanze in dichten Rasen beisammen wächst. Die Thallusschuppen tragen auf ihrer Fläche einige ganz kurz gestielte Pycniden und zwei aufrechte, wenig verzweigte, an



Fig. 1. Cladonia turgida.

der Spitze unvollkommen becherförmige Podetien, die auf zahlreichen kleinen Aussprossungen gleichfalls Pycniden tragen. Es ist also eine fertile Pflanze, die lediglich Pycniden (Conidienfrüchte) trägt. *II* ist ein anderes Exemplar mit Thallus und einem Podetium, dem bei *a* Apothecien, bei *c* Pycniden aufsitzen. *III* wird von den Lichenologen als Varietät zu Cl. turgida gerechnet, wiewohl sie im Habitus an

die grösseren Formen von Cl. uncialis erinnert. Sie wächst in dichten Rasen beisammen und ist steril oder trägt nur Pycniden. Diese Spielart besteht nur aus Podetien, an deren Basis man vergeblich nach einem Thallus sucht. Wie so viele andere, entsprechend gebildete Cladonien wächst das Podetium dieser Spielart von Cl. turgida an der Spitze unbegrenzt weiter, während es von der Basis her langsam vermodert. Durch die wiederholte gabelige Verzweigung entsteht eine Vermehrung der Individuen, sobald die Ursprungsstelle von Zweigen durch Verwesung zerstört ist. Dafür, dass diese Form mit Recht zu Cl. turgida gerechnet wird, spricht der Umstand, dass gelegentlich an diesen Podetien seitliche Thallusschuppen auftreten von der characteristischen Beschaffenheit und Grösse dieser Species. In *IV* ist ein Bruchstück eines solchen Podetiums mit Thallusschuppen abgebildet, aus dessen oberem Theile auch zwei hornähnliche Adventivsprosse entspringen.



Fig. 2. Cladonia uncialis.

Fig. 2. *I* ist ein steriles Podetium von Cl. uncialis, eine häufige Form, welche, gleichfalls in dichten Rasen wachsend, sich ganz wie die zweite Form von Cl. turgida verhält; nur findet man niemals Thallusschuppen an den Podetien und auch mir ist das Auffinden des aus sehr kleinen Schuppen gebildeten basalen Thallus nicht geglückt. Die Gipfel fertiler Individuen verzweigen sich reichlicher, *II* ist ein Exemplar mit Apothecien, *III* ein solches mit Pycniden.

Fig. 3 ist einigen Formen der Cl. furcata gewidmet. *I* stellt eine Gruppe noch jüngerer, steriler, aus dem kleinblättrigen Thallus entspringender Podetien dar; aus der Spitze des mit *b* bezeichneten

Astes, der gegen eine feuchte Unterlage sich stützte, ist ein Büschel von Wurzelhyphen hervorgewachsen. *II* ist ein grösseres, gleichfalls steriles Podetium, das mit zahlreichen anderen im Rasen wuchs, unter denen ich keine Spur von Thallus aufzufinden vermochte. *III* ist ein Apothecien tragendes Podetium, gleichfalls ganz ohne Thallus. *IV* bringt eine besonders interessante Form zur Darstellung. Es



Fig. 3. Cladonia furcata.

ist ein völlig steriles Podetium, welches mit anderen von gleicher Beschaffenheit einen lockeren Rasen bildete. An der Basis waren sämmtliche Exemplare abgestorben, ein Thallus nicht mehr vorhanden. Dafür hat sich das ganze Podetium, die jüngsten noch in der Entwickelung begriffenen Zweigspitzen ausgenommen, mit Thallusschuppen bedeckt, die sich aus der Gonidien führenden Schicht entwickelt haben und den primären Thallusschuppen gleichen. Sie verhalten sich wie Blätter, das Podetium gleicht durch sie fast

dem Laubspross eines beblätterten Moses oder einer phanerogamen Pflanze. Diese blattähnlichen Thallusschuppen dienen dazu, die assimilirende Oberfläche des Podetiums zu vergrössern, dessen Aeste an ihrer Spitze fortwachsende und sich gabelnde Vegetationspunkte besitzen, während die ältesten Theile des Podetiums von unten her absterben. Ob diese Form der Cl. furcata — sie wird als var. racemosa polyphylla von den Systematikern bezeichnet — jemals fructifizirt, ist mir zweifelhaft, wenigstens habe ich weder Apothecien noch Pycniden tragende Exemplare gesehen. Das hindert freilich Krabbe nicht, auch dieses merkwürdige Podetium für eine Frucht zu erklären.



Fig. 4. Cladonia retipora.

Im Anschluss an diese forma polyphylla der Cl. furcata giebt Fig. 4 ein Bild der Cl. retipora aus Neuholland. Von dieser Art sind nur Podetien bekannt, wenigstens ist die, aus dem Jahre 1804 stammende Angabe von Labillardière, dass die Pflanze einen krustenförmigen Thallus besitze, durch neuere Beobachter nicht bestätigt worden.[1]) Die Podetien wachsen in dichten, Sphagnumähnlichen Rasen, sie sind reich verzweigt und schwierig von einander zu trennen. Während sie an der Spitze durch Thätigkeit apicaler Vegetationspunkte sich unausgesetzt verlängern und verzweigen, vermodert der Hauptstamm von unten her. Dadurch werden die Aeste schliesslich zu selbstständigen Individuen, und der ganze Rasen

1) Neuerdings hat auch J. Müller Arg. einen körnigen Primärthallus angegeben (Lichen. Beitr. No. 1322). (Nachträglich.)

wächst in die Breite. Solches Wachsthum kann in das Unbegrenzte fortgehen, da die kleinen Apothecien wohl nur an den Spitzen seitlicher Aeste sich entwickeln, während Pycniden der Fortentwickelung auch apicaler Vegetationspunkte ein Ziel setzen können. In *I* ist ein Podetium mit ungewöhnlich dicken Hauptästen gezeichnet, in *II* eine dünnere Form. Die regelmässige Durchlöcherung der Wandung des Podetiums verleiht der Pflanze ein ebenso eigenartiges, wie zierliches Aussehen. Es steht übrigens dieser Typus



Fig. 5. Cladonia fimbriata.

von Cladonia durch andere Arten, wie Cl. reticulata und aggregata, mit den übrigen in Verbindung, bei denen gleichfalls Durchlöcherung der Podetienwandung hier und da vorkommt, vgl. z. B. Fig. 1, *III* und Fig. 2, *I*.

Fig. 5 giebt einen Ueberblick über den Formenwechsel der Cl. fimbriata, die dem Typus der Becherflechten innerhalb der Gattung angehört. Mit *I* möge daher ein becherförmiges Podetium, welches kleinen, horizontalen Thallusschuppen entspringt, als Aus-

gangspunkt dienen; am Rande des Bechers finden sich kleine, unregelmässige Zähne, deren Spitzen die Anfänge von Pycniden aufsitzen. Eine solche Becherbildung dient auch zur Vergrösserung der assimilirenden Oberfläche des Podetiums. *II* ist ein älteres, gleichfalls becherförmiges Podetium. Die eigenthümliche Anschwellung im unteren Theile des Stieles scheint darauf hinzudeuten, dass schon hier ursprünglich eine Becherbildung bestand, dass aber der Rand dieses Bechers im Weiterwachsen sich wieder zusammenneigte und den Stiel eines neuen Bechers bildete. *III* ist ein langes Podetium, das an der Spitze einen nur kleinen Becher bildet, aus dessen Rand zahlreiche Pycniden tragende Sprossungen hervorwachsen. *IV* (links von *III*) ist ein kürzer gestielter Becher, dessen Rande vier weitere Becher entspringen, von denen der eine gleichfalls aus dem Rande einen sterilen, zwei andere Apothecien tragende Sprosse entsenden, deren einer auch noch verzweigt ist. Die in *V* dargestellte Form lässt sich von *IV* ableiten. Der primäre Becher ist nur andeutungsweise entwickelt. Aus ihm gehen verschiedene, einander sehr ungleiche Sprossungen hervor. Der erste Spross ist hornförmig zugespitzt und steril. Der zweite ein Becher, dessen Rand Pycniden trägt. Der dritte ist gleichfalls ein Becher mit zwei Apothecien und mehreren Pycniden am Rande. Der vierte wiederum ein kurzes Horn mit einem Apothecium an der Spitze, der fünfte ein langes, zugespitztes Horn mit einem seitenständigen Apothecium. *VI* ist eine becherlose, verzweigte, Apothecien und daneben auch Pycniden tragende Form. *VII* und *VIII* sind gleichfalls becherlos, hornförmig, vollkommen steril, die erstere einfach, die letztere verzweigt. Die Mehrzahl der in Fig. 5 abgebildeten Podetien von Cl. fimbriata trägt vereinzelte Thallusschuppen in verschiedener Höhe.

Die in Fig. 6 abgebildete Cl. verticillata gehört gleichfalls zu den Becherflechten; sie ist besonders ausgezeichnet durch Wiederholung der Becherform bei Aussprossung aus dem Grunde des Bechers. Es sind in unserer Figur vorwiegend ältere Podetien gezeichnet, die an ihrer abgestorbenen Basis von primären Thallusschuppen nichts mehr erkennen lassen. *I* ist eine in dichten Rasen wachsende, sehr wenig verzweigte Form, die wie die entsprechenden Formen so vieler anderer Arten an der Spitze ins Unbegrenzte fortwächst und von unten her abstirbt; sie hat in dem abgebildeten Exemplar zehn

becherförmige Stockwerke gebildet; die Zähne an den Rändern der älteren Becher tragen Pycniden. *II* ist eine ähnliche, doch reich verzweigte Form; einige der Aeste sind nicht aus dem Grunde von Bechern, sondern seitlich aus den Becherstielen hervorgewachsen. Auch hat offenbar eine mehrfache Verzweigung des Podetiums vor der ersten Becherbildung stattgefunden. Bei dieser Form hat sich die Basis des Stiels älterer Becher mehrfach durch intercalares

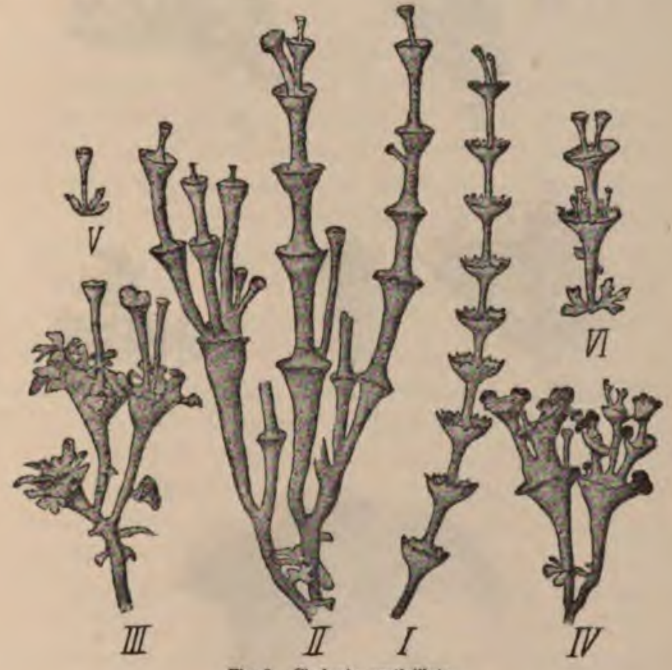


Fig. 6. Cladonia verticillata.

Wachsthum erweitert, so dass dieser Becherfuss scheinbar dem Rande des nächsttieferen Bechers entspringt. Diese Pflanze ist ganz steril. Sie trägt an ihrem unteren Theile einige secundäre Thallusschuppen. Das Letztere gilt auch von *III*, die reichlich blattartige Thallusschuppen, namentlich aus dem Rande der Becher entwickelt. *IV* endlich trägt zahlreiche Apothecien und an einem Aste auch Pycniden. *V* und *VI* sind jüngere Pflänzchen mit basalem Primärthallus.

In Fig. 7 ist die rotfrüchtige Cl. miniata aus Brasilien abgebildet. *I* ist ein steriler, verzweigter, am Rande vielfach gezähnter

und zerschlitzter Thallus, welcher mit dem von Krabbe eingehender geschilderten Thallus von Cl. alcicornis und endiviaefolia Aehnlichkeit besitzt. *II*, *III*, *IV*, *V* sind Apothecien tragende Exemplare, wie *I* in natürlicher Grösse dargestellt und nach der Natur gezeichnet.[1])



Fig. 7. Cladonia miniata.

VI ist der schwach vergrösserte Durchschnitt eines randständigen Apotheciums nach Martius (Cryptogamia Brasiliensis Taf. XI) copirt.

Diese Art, von der ich nur die var. sanguinea untersucht habe, ist sehr interessant und einer entwickelungsgeschichtlichen Bearbeitung werth, für die es mir leider an Material gebrach. Die Podetien

1) Ich verdanke das Untersuchungsmaterial Herrn Prof. Müller in Genf und Herrn Prof. Warming in Kopenhagen.

fehlen gewöhnlich, die Apothecien sitzen dann am Rande des Thallus. Wainio (l. c. S. 63) giebt an, dass die Podetien gewöhnlich gebildet würden aus umgebogenen und eingerollten Lacinien des primären Thallus, die sich dann nicht selten auch auf der Unterseite mit Rinde bekleideten und an der Spitze die Apothecien trügen; selten seien die Podetien normal entwickelt und entsprängen aus dem Rande oder aus der Oberfläche des Thallus.

Ich muss gestehen, dass ich selbst solche normalen Podetien, die denen der übrigen rothfrüchtigen Arten gleichgesetzt werden könnten, nicht gesehen habe. Bei den von mir untersuchten Exemplaren sassen die Apothecien entweder am Rande der Thalluslappen (Fig. 7, *III* und *IV*, theilweise auch *II*) oder auf Pseudo-Podetien, die aus vertical aufgerichteten, mit den Rändern zusammengerollten und zum Theil verwachsenen Thalluslappen bestehen und die man etwa den Stielen der Blüthenträger von Marchantia vergleichen könnte. Ein solches, dazu verzweigtes Pseudo-Podetium, dem noch grössere und kleinere sterile Thalluslappen ansitzen, ist in *IIa* abgebildet. Dieses letztere scheint einen ganz glatten, aus der Thallusfläche entspringenden Stiel zu besitzen, in Wirklichkeit ist es aber auch nur ein aufgerichteter Lappen des Thallusrandes; dies zeigt *b*, wo dasselbe Podetium von der Rückseite gezeichnet ist. Die von den verwachsenen Thallusblättern gebildete Naht ist deutlich zu erkennen, der eine Thallusrand läuft am Podetium als flügelartige Leiste herab. Noch sei hinzugefügt, dass bei den am Thallusrande sitzenden Apothecien das Hymenium oft sehr weit über die untere Fläche des Thallus hinübergreift. In *V* sind bei *a* und *b* zwei fertile, horizontale Thallusstücke in der Ansicht von oben gezeichnet; in *IV* ist die Unterseite des Thallusstückes *Vb* dargestellt, um die auf derselben entwickelten Apothecientheile zu zeigen. In den systematischen Werken werden diese Apothecien „theilweise zusammenfliessend“ genannt, eine recht zutreffende Bezeichnung. Sie erinnern mich immer wieder an die Sori mancher Polypodiaceen, die ja auch zusammenfliessen können, bei Pteris z. B. zu einer einzigen randständigen Linie. In *VI* zeigt der linke Theil der Figur das einem aufgerichteten Thalluslappen aufsitzende Apothecium im Durchschnitt, der rechte von der Oberfläche. Die hell gelassene Schicht beider Seiten des Thallus unterhalb der Rinde ist diejenige, welche in der Pflanze den mennigrothen Farbstoff enthält.

Aus der gewaltigen Zahl von Formen bieten die vorstehend besprochenen Arten nur eine kleine Auslese, allein sie dürfte genügen, das in Frage stehende Princip daran zu erörtern. Ich werde mich daher im Folgenden auch auf ein Citiren dieser durch die Abbildungen zur Anschauung gebrachten Formen im Wesentlichen beschränken, und ausser ihnen hauptsächlich nur noch der allgemein bekannten und zudem durch eine gute Abbildung bei Krabbe dargestellten Cl. rangiferina Erwähnung thun.

Während bei den Cladonien die ursprünglich der Fortpflanzung dienenden Organe, die Apothecien und Pycniden, sich als sehr constant erweisen und in ihrer Structur nur geringe Abweichungen bei den verschiedenen Arten erkennen lassen, tritt in den Assimilationsorganen, dem Thallus und den Podetien, uns die grösste Mannigfaltigkeit hinsichtlich der Gestalt und Ausbildung entgegen. Wir werden dadurch erinnert an manche phanerogame Familien, bei denen grosse Schwankungen im vegetativen, d. h. im assimilirenden Apparat, mit einer weitgehenden Constanz im Blüthenbau verbunden sind.

Je nachdem Thallus oder Podetium vorwiegend Träger des assimilirenden Systems der Pflanze ist, zeigen sich bemerkenswerthe Correlationen. Ist die Oberfläche des Thallus gross, wie bei Cl. miniata, so ist sie an den Podetien wenig entwickelt, ja diese letzteren können rudimentär werden und sogar gänzlich fehlen, die Ausdehnung des assimilirenden Areals im Thallus ist so bedeutend, dass die Podetienbildung überflüssig wird. Dabei zeigen die hierher gehörigen Arten, die im natürlichen System der Gattung sicher oft weit auseinander stehen, wie z. B. Cl. miniata und caespititia, alle Uebergänge von stiellosen Apothecien zu solchen, die von kurzen Podetien getragen werden. Dieser Umstand bildet neben der entwickelungsgeschichtlichen Homologie eine wesentliche Stütze der Krabbe'schen Anschauung. Umgekehrt ist bei Arten mit grossen Podetien der Thallus in der Regel klein, unscheinbar und geht oft bald, einem Vorkeime entsprechend, gänzlich verloren (Cl. uncialis, retipora, rangiferina). Der Thallus ist in diesem Falle so unwesentlich, dass die Pflanze lediglich aus Podetien besteht, die an der Spitze Jahrhunderte fortwachsen und sich in Folge ihres Absterbens von unten her durch Theilung vermehren können.

Mit Ausnahme der ganz rudimentären sind alle Podetien Träger einer assimilirenden Gewebeschicht an ihrer Oberfläche. Wie dieselbe

zu Stande kommt, ist für die Deutung des Podetiums zunächst gleichgiltig. Bei allen Arten aber mit grösseren Podetien zeigt sich im Aufbau der letzteren eine unverkennbare Anpassung an die Aufgaben der Assimilation. Diese Anpassung variirt hauptsächlich in zwei Richtungen, indem das Podetium entweder der Becherform oder der Strauchform zustrebt, welche letztere im vereinfachten Zustande säulen- oder hornförmige Gestalten darstellt. Ein drittes Mittel der Oberflächenvergrösserung ist die Blätterbildung an den Podetien (vgl. Fig. 3, *IV* und Fig. 6, *III*), während Cl. retipora eine besondere Form des strauchartigen Typus unter erheblicher Material-Aussparung darstellt. Solche Schwankungen können im Bereich einer Art sich vollziehen, wie ein Blick auf die Fig. 1 und 5 lehren wird. Ueberblickt man die in letzteren dargestellten Formen, so wird man überrascht durch die Grösse dieser Variation, und doch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass alle diese Formen einer Art zuzurechnen sind. Man kann sich dem Eindruck nicht verschliessen, dass es sich hierbei handelt um Schwankungen eines morphologischen Gleichgewichts. Tritt bei einer ursprünglich zweifellosen Becherform, wie die Cl. fimbriata es ist, eine innere oder äussere Störung der normalen Entwickelungsbedingungen ein, so reagirt die Pflanze darauf durch eine Verschiebung dieses Gleichgewichtszustandes und wird zum becherlosen Säulchen, oder gar zum verzweigten Horn, von dem ein einzelner Ast dann wieder Bechergestalt annehmen kann. Gleichsam sprungweise entsteht dadurch eine ganz abweichende Gestalt, schlägt die eine Gleichgewichtslage um in eine ganze andere.

Und diese Podetien sollen nach Krabbe Früchte sein, auch wenn sie Jahrzehnte hindurch oder immer steril bleiben, weil die entwickelungsgeschichtliche Homologie mit den sitzenden Apothecien der meisten Discolichenen besteht, und die Reihe der ausgebildeten Podetien Uebergänge aufweist. Ich stelle gewiss nicht in Abrede, dass man das stiellose Apothecium von Icmadophila dem gestielten von Baeomyces mit demselben Recht gleichsetzen darf, wie die stiellose Frucht von Riccia der gestielten von Aneura, die sitzende Kapsel eines Diphyscium oder Orthotrichum einer Stielfrucht von Bryum oder Barbula. Allein wenn wir den Schritt thun vom Fruchtstiele des Baeomyces zum Podetium der Cladonia fimbriata, so tritt etwas Neues hinzu, nämlich die assimilirende Gewebeschicht,

die das Podetium zum Thallus ausprägt. Und wenn wir diesen Schritt sich in allen Uebergängen vollziehen sehen, wenn diese Uebergänge sich an einem einzigen Individuum wiederholen können, so ist zu berücksichtigen, dass solche Uebergänge im Wesen der Phylogenie liegen. Die Gattung Cladonia ist gerade dadurch interessant, dass in ihr sich Uebergänge erhalten haben, die bei anderen Organismen gewöhnlich zu Grunde gegangen sind und von den Systematikern schmerzlich vermisst werden.

Meines Erachtens verhält sich das Apothecium von Icmadophila und Baeomyces zum Podetium von Cladonia uncialis, rangiferina, retipora u. s. w. wie die Kapselfrucht von Diphyscium und Bryum zu der beblätterten Pflanze von Pteris aquilina oder Psilotum triquetrum. Sind jene Podetien Früchte, so sind es auch diese Farnpflanzen, deren Prothallium dem Thallus von Cladonia verglichen werden kann. Die entstehungsgeschichtliche Homologie des Farnkrautes mit der Mooskapsel leugnet Niemand, aber letztere ist eine Frucht, und ersteres eine Frucht nennen, würde absurd sein: es ist ein assimilirender Spross, der seine Früchte trägt in den Sori, beziehungsweise den Sporangien.

Man wende nicht ein, dass die Vergleichung des Thallus von Cladonia mit dem Prothallium, des assimilirenden Podetiums mit der Sprossgeneration der Farne darum unstatthaft sei, weil letztere durch einen Sexualact entsteht; ich weise dann nur hin auf die apogamen Farnkräuter, bei denen dieser Einwand ohne weiteres hinwegfällt, die Analogie mit Cladonia eine vollständige ist.

Auch manche Algen laden ein zum Vergleich ihres Thallus mit demjenigen von Cladonia. Unter den Florideen z. B. besitzen Dumontia und Phyllophora einen horizontalen, dem Substrate aufliegenden Thallus, dem ein aufrechter, den Podetien ganz entsprechender Thallus entspringt, welcher Fortpflanzungsorgane trägt, während bei Hildenbrandtia und Melobesia die ganze Pflanze nur aus einer horizontalen Kruste besteht, von der einzelne Stücke sich zu Früchten ausbilden können. Darum sind die, an Stelle der sitzenden Früchte dieser letzteren entspringenden, aufrechten Thallome von Dumontia und Phyllophora doch keine Früchte! Noch schärfer tritt die Analogie mit Cladonia bei den Sphacelariaceen hervor, die auch sämmtlich einen horizontalen Thallus besitzen. Die unvoll-

kommenste Gattung dieser Familie wandelt einzelne Zellen der Oberfläche dieses horizontalen Thallus in Sporangien, also in Früchte, um. Auf der nächsten Stufe, bei Battersia, sind diese Sporangien kurz gestielt, und nun finden sich weiter alle Uebergänge bis zu den beblätterten Sprossen von Cladostephus und den reichgegliederten, aufrechten Thallomen von Stypocaulon und Halopteris, die man doch nicht Früchte wird nennen wollen. Die Sphacelariaceen zeigen in der That eine ganz analoge Differenzirung wie die Cladonien von Cl. miniata bis zu Cl. rangiferina. Uebrigens könnte man auch die Moose als Analoga heranziehen, deren Protonema dem Thallus, deren Laubspross dem Podetium der Cladonien in gewissem Sinne vergleichbar ist; missfällt in diesem Vergleiche die Fadenform der meisten Protonemen, so denke man an das blattartige Protonema von Sphagnum.

Ich zweifle nicht daran, dass phylogenetisch die Podetien aus Apothecien hervorgegangen sind: aber was ist nicht phylogenetisch alles auseinander hervorgegangen? Darum ist es noch nicht identisch! Im Gegentheil, die Phylogenie hat in einer Entwickelungsreihe sehr verschiedene Formen hervorgebracht und die Wissenschaft unterscheidet solche Typen strenge in einer Reihe, deren phylogenetischen Zusammenhang wir annehmen. Wir würden zu keiner Trennung der Begriffe kommen, wollten wir beim Nachweis irgend einer Homologie gleich alle Grenzen hinwegräumen. Man soll die Schranken der Begriffe nicht zu weit ziehen, sonst fliesst alles ineinander.

Krabbe hat den Nachweis geführt, dass die Entstehung der Podetien eine endogene ist; ihr Ursprung liegt in der Gonidienzone. Er hat ferner gezeigt, dass die Anlage der Podetien eine ungeschlechtliche ist und dass, bei den Arten mit kleinen oder verkümmerten Podetien, beziehungsweise sitzenden Apothecien, die fertilen Hyphen bereits in den jüngsten Primordien angelegt werden, während sie, d. h. die ascogenen Hyphen, bei Arten mit grossen Podetien oft erst ganz spät, wenn diese Podetien schon in der Entwickelung weit vorgeschritten sind, aus den vegetativen Hyphen sich abzweigen (l. c. S. 20 ff.). Die kleinen Podetien verlängern sich nach ihrer Anlage im Wesentlichen nur durch intercalare Streckung,

während die grossen Podetien ausser dem intercalaren auch ein Scheitelwachsthum besitzen und durch Theilung des apicalen Scheitels sich verzweigen (S. 53). Auch die Becherformen entstehen durch eigenthümliches Auswachsen des Scheitelrandes, in welchem dann ascusbildende Hyphen auftreten (S. 59, 60). Es können dabei nur einzelne Stellen des Trichterrandes Apothecien produciren, oder der ganze Trichterrand wandelt sich in ein schläuchetragendes Hymenium, d. h. in ein Apothecium um; eine Differenz, die mir nicht wesentlicher erscheint, als wenn das Blatt von Polypodium zahlreiche isolirte Sori, dasjenige von Pteris einen continuirlich am Rande hinlaufenden Sorus trägt. Ebensowenig scheint es mir für die hier zu erörternde Frage erheblich zu sein, dass auch zertheilte und verzweigte Apothecien vorkommen (S. 72), giebt es doch auch neben einfachen verzweigte und zerteilte Blattflächen, deren Gestalt sogar durch Zerreissung entstanden sein kann (Palmen). In keinem Falle vermag ich aus diesen Thatsachen einen Grund herzuleiten, die Podetien für Früchte zu erklären. Nur einen Umstand erblicke ich, der sich zu Gunsten von Krabbes Anschauung verwerthen liesse. Es ist die Thatsache, dass am Thallus der übrigen Lichenen[1]) die Apothecien endogen, d. h. unter der Rinde entspringen, an den grösseren Podetien von Cladonia jedoch exogen aus dem Bildungsgewebe des Scheitels hervorwachsen. Allein nur eine pedantische Morphologie kann daraus, meines Erachtens, einen fundamentalen Gegensatz zwischen dem Podetium von Cl. fimbriata, uncialis, turgida u. s. w. und dem Thallus anderer Lichenengattungen folgern. Ich meine, die Interpretation dieses Differenzpunktes ist eine ganz einfache. Wie ich schon hervorhob, entstehen die Apothecien und ebenso die Podetien darum in der von der Rinde bedeckten Gonidienschicht, weil diese Schicht überhaupt für anatomische Neubildungen sich eignet, während an den Podetien die Scheitelregion gleichfalls

---

1) D. h. bei Usnea, Parmelia, vielen Lecanora u. s. w., dagegen giebt es auch Lichenen, deren Apothecien nicht endogen, sondern exogen am Thallus entstehen. Ich werde in einer späteren Abhandlung noch darauf eingehen, und bemerke hier nur kurz, dass ich schon vor 20 Jahren beobachtete, wie die Apothecien von Biatora uliginosa als ganz kleine, von kurzen, stark verzweigten Hyphen gebildete Knäuel entstehen an einzelnen langen Hyphenfasern, die über die Oberfläche eines Moosblattes sich hinwegziehen, von Strecke zu Strecke rundliche Gonidienklumpen umspinnend.

das für Neubildungen geeignete und prädestinirte Gewebe darstellt, aus welchem sich daher consequenter Weise auch die Apothecien entwickeln. Leugne ich doch keineswegs die entstehungsgeschichtliche Homologie der Apothecien mit den Podetien! Mir erscheint nur der Unterschied zwischen dem Podetium von Cl. furcata, uncialis, rangiferina u. s. w. gegenüber den sitzenden Apothecien von Cl. miniata u. s. w. ein viel zu grosser, um erstere zu blossen Fruchtstielen degradiren zu können.

Ich möchte hier noch ein Beispiel von den Blüthenpflanzen zum Vergleiche heranziehen. Das allbekannte Cirsium acaule trägt eine Rosette grundständiger, relativ grosser Laubblätter, in deren Mitte gewöhnlich ein nahezu stielloses Blüthenköpfchen entspringt; dann giebt es eine Spielart, bei der das Köpfchen einem etwa handhohen einfachen Stengel aufsitzt. Jedermann wird das stiellose und das gestielte Köpfchen für homologe Bildungen erklären. Bei Cirsium lanceolatum hingegen mit grossem, verzweigtem, beblättertem, vielköpfigem Stengel wird man gleichfalls über die Homologie der Köpfchen dieser und der vorigen Art nicht im Zweifel sein, allein man wird gewiss nicht so weit gehen, den hauptsächlich der Assimilation dienenden Laubspross von C. lanceolatum einen Köpfchenstiel zu nennen oder gar die ganze oberirdische, verzweigte Pflanze mit Ausnahme der Wurzelblätter ein Köpfchen, weil die ganze oberirdische Pflanze des typischen C. acaulis thatsächlich nur ein Köpfchen ist.

Gleichgültig scheint es mir auch, ob man den subhymenialen Theil der Apothecien mit zur Frucht rechnen will oder nicht, in allen solchen Fällen sind histiologische Grenzlinien schwer zu ziehen. Eine Untersuchung darüber, ob der Stiel einer Birne oder Kirsche zur Frucht oder zum vegetativen Sprosssystem zu rechnen sei, scheint mir von geringem Interesse. Unbedingt aber fängt das vegetative Sprosssystem dort an, wo grüne Laubblätter auftreten, auch wenn, wie ich für die Quitte nachgewiesen habe, die Folgen der Befruchtung sich tief in dies vegetative Sprosssystem hinein anatomisch nachweisen lassen. Auch die Grenze zwischen Stengel und Blatt ist oft schwierig genug zu bestimmen, ich empfehle in dieser Beziehung besonders Thuja occidentalis als Beispiel.

Auch das Vorhandensein von Schlauchfasern im Innern jüngerer Podetien kann keinen Anlass geben, die letzteren als Früchte zu

bezeichnen, gewiss stecken in den Schlauchfasern die Anlagen zu Apothecien; aber ein Kirschbaum zur Winterszeit ist darum noch keine Frucht oder ein Büschel von Früchten, weil in den bereits vorhandenen Blüthenknospen auch die Carpiden schon angelegt sind. Für die Deutung der strauchförmigen Podetien als Thallus spricht aber vielmehr die Thatsache, dass in jedem durch die Thätigkeit der Vegetationspunkte neugebildeten Zweige auch ascogene Hyphen durch Neubildung entstehen, die in jungen derartigen Podetien überhaupt noch nicht vorhanden waren. Man könnte argumentiren: das ganz junge, grüne Legumen einer Erbse ist sowohl Assimilationsorgan, als auch Frucht; doch wird man in diesem Falle immer nur von einer Frucht sprechen, weil hier die Ausbildung der Samen weit wichtiger ist als die vorübergehende Assimilation, und a potiori fit denominatio. Aber weiter zu folgern, dass ein Laubblatt ein Legumen sei, aber ein steriles, assimilirendes wird Niemand einfallen; ebensowenig wie Jemand behaupten wird, die Blumenblätter und Staubgefässe seien Carpiden, weil sie mit diesen auf gleiche Weise entstehen. Dann könnte man schliesslich auch folgern, die Apothecien wären Soredien, weil auch letztere endogen unter der Rinde der Flechten sich bilden.

Wenig belangreich scheint mir für unsere Frage das Vorkommen der Pycniden zu sein. Sie finden sich sowohl am Thallus, als auch am Podetium. In Fig. 1, *I* (Cl. turgida) krönen sie auf den Thalluslappen kleine, zugespitzte Warzen und nehmen alle an den Podetien, sowohl am Rande der Becher wie an den Stielen auftretenden Spitzen ein. In *II* derselben Figur fehlen sie dem Thallus, dagegen tragen alle Spitzen des Becherrandes *c*, die eine Tendenz zur strauchartigen Verzweigung zeigen, Pycniden; während der Trichterrand bei *a* (links) neben zwei Pycniden vier Apothecien trägt. Nach Krabbe's Auffassung sind in *I* die dem Thallus aufsitzenden Pycniden kleine, einfache Conidienfrüchte, die beiden Podetien hingegen „reich verzweigte Fruchtkörper mit einer grossen Zahl conidienabschnürender Hymenien", mit anderen Worten also grosse Conidienfrüchte. Während ich also die assimilirenden Podetien in *I* als einen Thallusabschnitt auffasse, construirt Krabbe auch für sie eine wesentliche Identität mit den einfachen Pycniden des horizontalen Thallus. Er sieht daher in den grossen, Pycniden tragenden Podetien gleichfalls nur Früchte, aber andere, als seine „Ascusfrüchte". Dabei gehen

die Pycniden nicht aus anatomisch unterscheidbaren, den Schlauchhyphen entsprechenden Fasern hervor (S. 98), auch sie nehmen „der Regel nach" in der Gonidienschicht ihren Ursprung (S. 93) oder (bei den Podetien) aus terminalen Vegetationspunkten. Bei den Arten mit grossen Podetien finden sich demnach zufolge der Krabbe'schen Auffassung Ascus- und Conidienfrüchte von ganz gleicher Gestalt, was immerhin auffallend ist. Nun aber kommt das Merkwürdigste. Während Krabbe selbst es für eine der wichtigsten Erscheinungen in der Morphologie von Cladonia erklärt (S. 104), dass ein und dasselbe Podetium Apothecien und Pycniden tragen kann, macht ihn dies doch keineswegs stutzig, die vollen Consequenzen seiner Deutung des Podetiums zu ziehen: er nennt solche Podetien heterospore Fruchtkörper, Früchte, die zugleich Schlauchsporen und Conidien tragen. Das wären sehr auffallende, einzig dastehende Gebilde. Demgegenüber beanspruche ich für meine Auffassung entschieden den Vorzug grösserer Natürlichkeit und Einfachheit. Denn ein Lichenenthallus mit beiderlei Früchten, Apothecien und Pycniden, ist eine ganz gewöhnliche und normale Erscheinung.

Für Krabbe wachsen die Schwierigkeiten, seine Interpretation aufrecht zu erhalten, mit den sehr lange oder dauernd steril bleibenden Podetien, wie sie bei Cl. uncialis, furcata, rangiferina, retipora, verticillata, fimbriata u. s. w. vorkommen. Allein er weiss diese Schwierigkeiten abzuschütteln. Er weist hin auf die vollständige, morphologische Homologie dieser lediglich assimilirenden Podetien mit den fructificirenden, aber anstatt zu deduciren, dass letztere fruchttragende Thallome sind, erklärt er statt dessen die ersteren für sterile Früchte, obgleich er ausdrücklich zugiebt, dass in denselben nicht einmal ascogene Hyphen oder Paraphysen vorhanden zu sein brauchen (S. 86 u. 88). Ich meine, dass ein Blick auf *IV* unserer Fig. 3 genügen muss, um die Zulässigkeit solcher Deutung als ausgeschlossen erscheinen zu lassen. Wenn wir berücksichtigen, dass Jahre hindurch fortwachsende, sterile Podetien gerade bei solchen Cladonien vorkommen, deren horizontaler Thallus thatsächlich nur die Rolle eines Prothalliums oder Protonemas spielt und ganz frühzeitig zu Grunde geht, so dass die Assimilationsarbeit wie alle übrigen ernährungsphysiologischen Functionen lediglich von den sich unbegrenzt fortentwickelnden Podetien versehen werden, die Pflanze also thatsächlich nur aus Podetien besteht, die Fortpflanzungsorgane tragen

können oder nicht — dann muss sich der obige Eindruck noch mächtig verstärken. Und selbst wenn — was nicht der Fall ist — in all' diesen sterilen Podetien von Anfang an ascogene Hyphen vorhanden wären, so würde dies ebensowenig einen Grund abgeben, sie Früchte zu nennen, als das Vorhandensein von Fruchtblatt-Anlagen uns veranlassen könnte, eine Blüthenknospe eine Frucht zu nennen. Was können wir uns denn überhaupt denken unter dem Worte: sterile Frucht? Den Begriff „Frucht" haben die Botaniker von den Blüthenpflanzen entlehnt und auf die Thallophyten übertragen. Bei den ersteren kommen nun allerdings sterile Früchte vor. Wenn wir im Frühsommer, bald nach der Blüthe, zahlreiche junge Kirschen oder Aepfel von ihren Bäumen abfallen sehen, so sind dies junge, sterile Früchte, die zu Grunde gingen, weil in ihnen ein keimfähiger Same nicht zur Entwickelung gelangte. Es sind dies aber lediglich zum Zweck der Fortpflanzung gebildete und abgegliederte Organe der Pflanze, auch wenn sie, wie in dem angezogenen Falle, ihren Zweck verfehlt haben. Es giebt sogar zur völligen Ausbildung und Reife gelangte Früchte, welche doch steril sind, d. h. keimfähige Samen nicht ausbildeten, z. B. Orangen und Feigen, und Niemand wird Bedenken tragen, sie Früchte zu nennen. Ihnen sind aber die sterilen Podetien von Cladonia gewiss nicht vergleichbar, diese entsprechen einem ganzen sterilen, d. h. nicht blühenden Feigen- oder Orangenbaum, und wenn junge Früchte vorübergehend assimiliren, wie es nicht nur bei den Phanerogamen, sondern auch bei den Moosen, Florideen u. s. w. vorkommt, so entspricht diese Unterstützung der Laubblätter lediglich dem im Pflanzenreiche verbreiteten Principe einer möglichst zweckmässigen Raumausnutzung, und ist ohne Belang für die vorliegende Frage.

Von besonderem Interesse sind Krabbe's Angaben über das Zustandekommen des die Podetien umhüllenden, Gonidien führenden Mantels, auf welchem die assimilirende Thätigkeit der Podetien beruht. Diese Gonidien der Podetien stammen nach Krabbe nicht oder doch der Hauptmasse nach nicht aus dem Thallus (S. 26), wenn auch seine Fig. 2, Taf. VII anscheinend zeigt, wie die Gonidien aus dem Thallus in die Rinde des Podetiums hinein sich fortsetzen. Ich halte es meinerseits auch nicht für ganz ausgeschlossen, dass diese Gonidien im Thallus oder in der Rinde des Podetiums amöboid

bewegliche Schwärmsporen bilden, — ein bei den grünen Algen keineswegs unerhörtes Vorkommen — und dass solche Schwärmsporen, zwischen den Hyphenfasern kriechend, für die Fortbildung der Gonidien sorgen. Allein ich will gerne die von Krabbe gegebene Erklärung für die Entstehung der Gonidienschicht am Podetium acceptiren, wonach diese an der Oberfläche des ursprünglich gonidienlosen Podetiums durch einen Anflug von Gonidien oder Soredien von aussen her gewissermassen aufgeklebt wird. Bilden anfliegende Soredien die Hülle des Podetiums, so gehen deren Hyphen zu Grunde und nur die Gonidien werden von dem Podetium für den Aufbau seiner Rinde verwerthet (S. 127). Dieser Rindenmantel kann bei einigen Arten ziemlich glatt sein, gleichsam aus verschmolzenen Schollen gebildet (S. 120), bei anderen Arten ist er mehr schuppig und diese Schuppen können zu Thallusblättchen auswachsen, wie sie Fig. 3, *IV* und Fig. 6, *III* aufweisen.[1]) Da ist es nun besonders interessant und wichtig, dass diese secundären Thallusblättchen in ihrer Gestalt und Ausbildung immer den Blättchen des primären Thallus derselben Art gleichen. Wenn also die Rinde des Podetiums und mit ihr diese Thallusblättchen aus Soredien hervorgegangen sind, die doch von den verschiedensten Arten herstammen können, so ist es bemerkenswerth, dass niemals auf einem Podetium fremde Bildungen auftreten. Constanz des Rindenbaus und der Thallusschuppen gehen Hand in Hand und entsprechen dem Artcharacter; der gestaltende Einfluss geht also vom Podetium aus (S. 126 und 127). Es ist das jedenfalls eine sehr eigenartige Gewebebildung, eine anatomische Synthese, am nächsten kommt ihr wohl noch die aus distincten Blattanlagen zusammenwachsende Rinde von Tuja, bei welcher die angewachsenen Blattbasen als assimilirende Schicht die Oberfläche der Zweige bedecken. Uebrigens ist noch bemerkenswerth, dass bei Cladonia Soredien viel ausgiebiger an den Podetien als am Thallus gebildet werden, die Podetien danach also ihre Rinde meistens von anderen Podetien erhalten haben.

Dass diese besondere Art der Rindenbildung an den Podetien irgend ein Gewicht zu Gunsten der Krabbe'schen Deutung in die Waagschale lege, vermag ich nicht zuzugeben. Wenn aber Krabbe meint (S. 124), dass man auch Gonidien führende Apothecien, bezw.

---

1) Vergl. S. 114.

Hymenien zum Thallus rechnen müsse, wenn man die Podetien ihrer Gonidien wegen zum Thallus rechne, so entgegne ich darauf, dass auch Mooskapseln und Farnkrautsporangien, sowie junge Früchte von Blüthenpflanzen vorübergehend Chlorophyll enthalten und assimiliren; trotzdem nennt Jedermann sie Früchte, während die Laubblätter als solche durch ihr assimilirendes Gewebe charakterisirt sind.

Ich möchte bei diesem Anlass noch darauf hinweisen, dass man die im sog. Excipulum so vieler Flechtenapothecien vorhandenen Gonidien zwar gleichfalls den assimilirenden Zellen mancher Früchte anderer Pflanzengruppen, z. B. auch der Florideen, vergleichen kann, dass aber andererseits auch das Excipulum eine gewisse Analogie darbietet zu der assimilirenden Rinde der Podetien.

Das Ergebniss der Untersuchung ist also, dass die Podetien einen in eigenthümlicher Weise modificirten Theil des Thallus bilden, einen verticalen Thallus darstellen, der zwar einigen Arten der Gattung fehlt, bei anderen Arten aber nach frühzeitigem Zugrundegehen des primären, horizontalen Thallus allein übrig bleibt, selbstständig fortwächst und sich durch Stocktheilung vermehrt. Dieser verticale Thallus kann dabei steril bleiben oder fructificiren, entweder Apothecien tragen oder Pycniden oder beide zusammen. Bei den Formen mit fehlenden Podetien und auf dem primären Thallus sitzenden Apothecien können wir uns das Podetium reducirt denken auf ein unscheinbares Rudiment, auf das im Thallus steckende, subhymeniale Gewebe des Apotheciums.

Das Podetium ist ein Adventivspross am Thallus, es entsteht endogen wie die Adventivsprosse bei den meisten Pflanzen, z. B. auch bei Fucus. Solche Adventivsprosse sind auch die Apothecien der meisten Lichenen, und darin beruht ihre entstehungsgeschichtliche Homologie mit den Podetien.

Wie wir uns innerhalb der Gattung Cladonia den phylogenetischen Zusammenhang der Arten vorzustellen haben, kann ich hier im Einzelnen nicht untersuchen. Eine Hauptfrage wird dabei immer sein, ob die einfacheren Bildungen Anfänge einer höheren Entwickelung oder reducirte Formen sind. Ich vermag Krabbe nicht unbedingt zuzustimmen, wenn er (S. 135) sagt, die erste Forderung jeder phylogenetischen Betrachtung sei es, dass man das Höherdifferenzirte vom Einfacheren ableite. Ich möchte glauben, dass in unserer Gattung gerade Formen mit sehr grossem Thallus die

ursprünglichen waren, wie Cl. miniata, dass aus ihnen Arten mit kleinerem Thallus, zuletzt solche mit rudimentärem, krustenförmigem Thallus hervorgegangen sind; diesen letzteren entspricht dann allerdings zum Theil eine ausserordentlich gesteigerte Entwickelung des Podetiums. Vermuthlich kennen wir die ursprünglichen Arten der Gattung nicht mehr, aus ihnen ist einerseits Cl. miniata als primäres Glied der rothfrüchtigen Reihe hervorgegangen, andererseits Cl. alcicornis, caespititia als niedrige Glieder der braunfrüchtigen Reihe. Doch soll hier auf eine Phylogenie der Arten von Cladonia nicht eingegangen werden.

II.

Die Stellung der Flechten im Pflanzensystem.

Historisch-kritische Bemerkungen.

Wenn man in das Jahr 1869 die Geburt der neuen Theorie über den anatomischen Aufbau der Flechten setzt — damals erschien Schwendener's Arbeit über die Algentypen der Flechtengonidien —, so feiert diese Theorie heuer das fünfundzwanzigjährige Jubiläum ihres Bestehens.

Die ersten Keime der Theorie liegen freilich um einige Jahre weiter zurück. Bereits 1865 hatte de Bary angedeutet, dass die Nostocaceen und Chroococcaceen dadurch zu Gallertflechten werden könnten, dass gewisse parasitische Ascomyceten in sie eindringen, ihr Mycelium in dem fortwachsenden Thallus ausbreiten und an dessen phycochromhaltige Zellen öfters befestigen. Diese Anschauung vertrat auch Schwendener schon 1868 und übertrug sie in den Schlussbemerkungen seiner Untersuchungen über den Flechtenthallus auf die Gesammtheit der Lichenen.

Doch erst in seiner Schrift von 1869[1]) hat Schwendener die Theorie ausführlich begründet. Auf Grund seiner Untersuchungen erklärt er generell die Flechten für Pilze, die auf Algen schmarotzen, die Gonidien dagegen für Algen, die in den Flechten als dienstbare Nährpflanzen eines parasitischen Pilzes vegetiren.

In dieser Arbeit trat Schwendener auch dafür ein, dass die Flechten nicht länger als Hauptabtheilung der Kryptogamen, sondern nur noch als eine Unterabtheilung in der grossen Reihe der Pilze aufgeführt werden dürften. „Im Bau und der Wachsthumsweise der Vegetations- und Reproductionsorgane stimmen ohnehin sämmtliche Flechten und Ascomyceten vollständig überein“ (l. c. p. 39).

---

1) Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel 1869.

Historisch reihen sich an diese letzterwähnte Abhandlung Schwendener's die Gedanken, welche ich in der Flechtenfrage veröffentlicht habe, und die sich keineswegs unwesentlich von Schwendener's Erklärung unterscheiden. In der Hauptsache freilich habe ich von Anfang an auf Seite Schwendener's gestanden: in der Anschauung nämlich, dass die Gonidien Algen, die Hyphen der Flechten aber Pilze seien; allein in der Deutung der Wechselbeziehung dieser Algen und Hyphen war meine Auffassung eine durchaus abweichende.

Wenn ich nun auch im Laufe der seither verflossenen Jahrzehnte die Genugthuung hatte, zu erleben, dass meine Auffassung bei den Botanikern immer allgemeinere Zustimmung fand, so glaube ich doch, dass mein Antheil an der heute herrschenden Flechtentheorie nicht nach Gebühr gewürdigt worden ist. Denn in den historisch zusammenfassenden Darstellungen wird desselben gewöhnlich nicht gedacht. Dies ist der Grund, wenn ich hier mit einigen Worten auf die Sache zurückkomme. Vielleicht werden dieselben Freunden der historischen Entwickelung wissenschaftlicher Vorstellungen nicht unwillkommen sein.

Im Sommer 1872 beschäftigte ich mich lebhaft mit den Flechten. Schwendener's Arbeiten hatte ich mit dem grössten Interesse gelesen. Ich hatte im Anschluss daran meine Aufmerksamkeit den unvollkommeneren Krustenflechten zugewandt; speciell studirte ich Biatora uliginosa und die Entwickelung ihrer Apothecien. Ich fand damals, dass diese ihren Ursprung nahmen an einzelnen Hyphen des spinnwebenartigen Myceliums (Hypothallus) als ganz kleine Büschel kurzer, gekrümmter Fäden. Veröffentlicht habe ich über diese und andere Beobachtungen damals nichts, ich wurde bald durch meine Untersuchungen an Gunnera in anderen Richtungen gefesselt. In jenem Sommer machte ich aber regelmässige Spaziergänge mit Grisebach, auf denen wir beide einander von unseren Arbeiten erzählten. Ich sprach häufig von den Flechten, die ein für Grisebach ziemlich unbekanntes Gebiet bildeten; doch zollte er den Schwendener'schen Ideen, die er nur aus meinen Berichten kennen gelernt hat, alsbald seine volle Anerkennung. Aber auch meine Kritik der Schwendener'schen Auffassung fand Grisebach's Zustimmung. Ich wies darauf hin, dass es sich in der Flechte unmöglich um einen einfachen Parasitismus des Pilzes auf

einer Alge handeln könne, etwa wie Cuscuta auf Trifolium oder der Rost auf dem Getreide schmarotzt. Dann müsste man wenigstens von einem wechselseitigen Parasitismus zwischen den Componenten der Flechte sprechen, da die Alge so gut Nährstoffe vom Pilze, als dieser von der Alge erhalte. Erwerbe die letztere für beide den Kohlenstoff, so sei es hingegen Aufgabe des Pilzes, auch die Alge mit Wasser, Stickstoff, Schwefel, Phosphor und Metallen zu versorgen; das ernährungsphysiologische Verhältniss zwischen Hyphen und Gonidien sei also genau das Gleiche, wie zwischen den Wurzeln und den grünen Blättern eines Baumes. Ich wies ferner darauf hin, dass das Wort Parasitismus von Schwendener nicht eben glücklich gewählt sei, da doch der Begriff des Parasitismus eigentlich gar nicht Platz greife; ich verwies dabei noch auf die augenscheinliche Thatsache, dass die Algen innerhalb des Flechtenthallus üppiger ernährt werden als im freilebenden Zustande. Darum, so folgerte ich, sei es jedenfalls richtiger, in Bezug auf die Flechten das Wort Parasitismus fallen zu lassen, und für die charakteristische Bezeichnung der merkwürdigen Genossenschaft einen anderen Terminus zu bilden; ich suchte nach einem Worte, brachte deren mehrere vor, darunter, wenn ich mich recht erinnere, das Wort Societät in Anlehnung an den unter entsprechenden Verhältnissen üblichen juristischen Ausdruck. Grisebach war davon nicht recht befriedigt; er half suchen, und es gelang ihm das Wort Consortium zu finden, das ich als höchst zutreffend gerne acceptirte. So hatte ich den erforderlichen Begriff festgestellt, Grisebach die dafür geeignete Bezeichnung gebildet.

Ich habe diese meine Auffassung vom Flechtenthallus demnächst an drei verschiedenen Stellen publicirt.

Zunächst findet sich in meinem Aufsatze: Ueber die anatomischen Verhältnisse einiger Arten von Gunnera (Gött. Nachr. 1872, p. 100 ff.) auf p. 108 folgende Anmerkung: „Der Ausdruck Consortium ward von Grisebach mündlich als Bezeichnung für das auf wechselseitigem Parasitismus beruhende Zusammenleben von Algen und Ascomyceten im Flechtenthallus vorgeschlagen und ist sehr zutreffend."

Zweitens findet sich in meinem Buche: Morphologische Abhandlungen, Leipzig 1873, nachstehender Satz: „So fällt für die ‚Gonidien' von Gunnera auch die Erscheinung wechselseitiger Ernährung

weg, welche uns in dem Zusammenleben von Algen und Ascomyceten im Flechtenthallus entgegentritt, wo ein morphologisch, d. h. in seiner äusseren Gliederung, sich einheitlich verhaltender Organismus aus zweierlei Pflanzen sich combinirt, aus den Hyphen, welche dem Gesammtorganismus das Wasser und die nothwendigen Mineralsubstanzen zuführen, und aus den Gonidien, welche im Austausch für diese Substanzen an die Hyphen die der Atmosphäre entzogenen Kohlenstoffverbindungen abgeben. Will man dies Verhalten der Flechten Parasitismus nennen, so muss man dafür mindestens den Begriff des wechselseitigen Parasitismus einführen, denn bei einem einfachen Schmarotzen der Hyphen auf den Algen müssten letztere, wo sie nicht den Erdboden berühren, bald aufgezehrt sein; weit zweckmässiger ist aber für diese Form des organischen Lebens der Begriff und Name des Consortiums, wie er von Grisebach vorgeschlagen ward." (Folgt das Citat der mitgetheilten Anmerkung aus den Gött. Nachr.)

Drittens. Gleichzeitig mit letztgenanntem Buche (1873) erschien das von Grisebach und mir herausgegebene Werkchen: A. S. Oersted's System der Pilze, Lichenen und Algen. Grisebach hatte, um sich etwas mit Thallophyten zu beschäftigen, während eines Ferien-Aufenthalts die kleine Schrift aus dem Dänischen übersetzt, er ersuchte mich dann, einige Zusätze zum Text zu liefern; dieselben sind, wie in der Vorrede hervorgehoben, durch eckige Klammern gekennzeichnet. In einem dieser von mir herrührenden Zusätze finden sich folgende Worte: „Würden wir die Lichenen zu betrachten haben als Organismen, die sich in ihrer äusseren Gliederung zwar selbstständig und einheitlich verhalten, die aber genetisch ihre Existenz dem Zusammentritt zweier ganz verschiedener Pflanzenformen zu gemeinsamer physiologischer Thätigkeit verdanken, ein Zustand, den man als Consortium bezeichnen kann. Dabei sind Hyphen und Gonidien wechselseitig von einander abhängig; denn während letztere, wie die grünen Blätter höherer Pflanzen, durch Assimilation die organische Substanz für den Gesammtorganismus der Lichenen bereiten, vertreten die Hyphen den Stamm und die Wurzeln, in ihnen steigt das Wasser empor nebst den aus dem Substrate gelösten nothwendigen Mineralsubstanzen." Auch in diesem Zusatze hatte ich Grisebach als Autor des Wortes Consortium erwähnt, allein derselbe bestand auf Streichung seines Namens, da er

sich für die richtige Interpretation des Sachverhalts kein Verdienst beimessen wollte.

Durch diese von mir ausgesprochenen Sätze ist die grossartige Theorie Schwendener's vervollständigt und im Wesentlichen zum Abschluss gebracht worden; denn die Beweise für die Richtigkeit der Theorie, wie sie demnächst durch die schönen Arbeiten von Bornet, Reess, Stahl, Bonnier, Möller u. A. geliefert worden sind, sollen hier nicht weiter in Betracht gezogen werden. Mir kommt es nur darauf an, zu constatiren, dass man heutzutage das Verhältniss der Hyphen zu den Gonidien im Flechtenthallus durchweg in dem von mir zuerst angedeuteten Sinne auffasst.

Da ist es einigermassen befremdend, zu hören, dass diese Auffassung der Flechten gewöhnlich der Autorität von de Bary zugeschrieben wird; und doch kann dies kaum Wunder nehmen, wenn man die einschlägige Literatur weiter verfolgt.

1879 gab de Bary seinen auf der Naturforscherversammlung zu Cassel gehaltenen Vortrag: „Die Erscheinung der Symbiose“ bei Trübner in Strassburg als Broschüre heraus. Der ursprünglich mehr populäre Vortrag erhielt durch zahlreiche Anmerkungen und Citate das Gepräge einer wissenschaftlichen Arbeit.

Der Verfasser versteht unter Symbiose das Zusammenleben ungleichnamiger Organismen. Selbstverständlich gelangt die interessanteste Symbiose, das Zusammenleben von Algen und Pilzen im Flechtenthallus, zu eingehender Erörterung. De Bary unterscheidet dieselbe ausdrücklich vom gewöhnlichen Parasitismus; er sagt, dass die Flechten durch eine Association zu Stande kommen, dass Alge und Pilz sich als Componenten miteinander verbinden. Auf S. 20 äussert er sich wörtlich wie folgt:

„Nach der Vertheilung der beiden Componenten ist daher der Pilz Quartiergeber, Wirth, die Alge Gast. Der Wirth ist aber, um zu leben, auf den Gast angewiesen — was ja auch sonst vorkommt. Demgemäss wird der Gast auch mit aller Sorgfalt behandelt; sein Wachsthum nicht nur nicht beeinträchtigt, sondern, wie wir noch sehen werden, im Vergleich mit dem Solitärzustande oft auffallend gefördert, und in gleichem Schritt mit dem des Quartiergebers gehalten. Endlich sorgt Letzterer seinerseits nicht nur für die Befestigung des Körpers an das Substrat, indem er in dieses, oft tief

in hartes Gestein, eindringt; sondern er führt auch aus diesem die nöthigen Aschenbestandtheile dem gemeinsamen Haushalte zu."

Das ist die Quintessenz der im Gegensatz zu Schwendener neuen Lehre de Bary's vom Flechtenthallus. Denn als neu wird diese Lehre vorgetragen; während sonst der Autor die Namen der Botaniker, welche am Ausbau der Flechtentheorie mitgearbeitet haben, gewissenhaft nennt und ihre Arbeiten citirt, erwähnt er meiner oben mitgetheilten Aeusserungen mit keiner Silbe. Die Annahme, dass de Bary meine bezüglichen Schriften nicht gekannt habe, ist unzulässig. Freilich lege ich darauf kein Gewicht, dass ich ihm diese Schriften selbst zugesandt hatte; allein auf S. 15 der „Symbiose" citirt er in Bezug auf Gunnera meine morphologischen Abhandlungen, in denen meine Bemerkung über die Flechten sich unmittelbar an die Besprechung der parasitisch in Gunnera lebenden Alge anschliesst. Dass aber de Bary meine Aeusserungen über die Flechten übersehen haben könnte, wird durch ihn selbst widerlegt. Denn nachdem er von einer „mutualistischen Symbiose" gesprochen, passirt es ihm in der Hitze des Gefechts (Symbiose, S. 29) selbst das Wort „Flechtenconsortium" zu gebrauchen! Er kannte also meine über die Flechten veröffentlichten Gedanken sehr gut. —

Ich habe seiner Zeit gegen diese Ignorirung nicht reclamirt, weil ich gegen derartiges Verhalten von Fachgenossen stets mit Gleichmuth gewappnet gewesen bin. Auch heute liegt es mir ganz fern, gegen de Bary eine Anklage erheben zu wollen, zumal sich derselbe nicht mehr vertheidigen kann. Aber ich habe auch keinen Grund, bei Feststellung der historischen Entwickelung einer wissenschaftlichen Anschauung mit Aufdeckung dieser Thatsachen zurückzuhalten. Ich denke nicht daran, dass de Bary sich auf meine Kosten mit fremden Federn habe schmücken wollen; er war jedenfalls durch eigenes Nachdenken zu dem gleichen Resultate gelangt, wie ich selbst. Aber es muss ihm unbequem gewesen sein, mich dort zu nennen, wo es erforderlich gewesen wäre.

Zu vorstehender sachlich-historischer Darlegung würde ich mich ohne zwingenden Grund nicht entschlossen haben. Ich ward dazu veranlasst durch den Umstand, dass mir in letzter Zeit mehrfach die Auffassung begegnete, erst de Bary habe in seiner Arbeit über Symbiose die wahren Beziehungen zwischen Alge und Pilz im Flechtenthallus klargelegt, man müsse daher nicht von einer

Schwendener'schen, sondern von einer Schwendener-de Bary'schen Theorie der Flechten sprechen. Dazu kommt, dass diese thatsächlich zuerst von mir gegebene Klarlegung in der heutigen Literatur allgemein als zutreffend anerkannt wird, ohne dass man meiner Arbeiten dabei gedenkt. Sie werden in Folge von de Bary's Verhalten übersehen, beziehungsweise sind sie in Vergessenheit gerathen. Diesem Irrthume des historischen Urtheils wollte ich hier entgegentreten. Noch bemerke ich ausdrücklich, dass durch die von mir gegebene ergänzende Interpretation das grosse Verdienst Schwendener's in keiner Weise beeinträchtigt werden kann, und dass nach wie vor nur von einer Schwendener'schen Theorie die Rede sein darf. Allein die historische Wahrheit soll man achten; Aufgabe der Geschichte der Botanik ist es, die Entwickelung botanischer Gedanken festzustellen, wie sie im Laufe der Zeit sich vollzieht; und zu dieser Arbeit der Geschichte der Wissenschaft sollte hier ein Beitrag geliefert werden. —

Die Gedanken, welche ich über das Wesen des Flechtenthallus ausgesprochen habe, sind durch die oben angeführten Stellen noch nicht erschöpft. In meinem 1880 erschienenen Lehrbuch der allgemeinen Botanik findet sich S. 158 folgende Auslassung, die ich wörtlich hierher setze, weil sie einen neuen Gesichtspunkt andeutet: „Wir haben somit im Thallus der Lichenen ein Consortium, dessen beide dasselbe bildende Componenten in der äusseren Gliederung sich einheitlich verhalten, zusammen ein morphologisches Individuum darstellen, etwa wie verschiedenartige Gewebe im Innern einer höheren Pflanze. Dass die Alge auch isolirt existiren kann, der Pilz aber nicht, ist in der ersterer eigenen Fähigkeit, Kohlenstoff zu assimiliren, begründet. Im Verbande des Consortiums, wenigstens des geschichteten Lichenenthallus, wird zunächst die Alge durch den sie umschliessenden Pilz ernährt, indem letzterer ihr die nothwendigen Mineralien, den Stickstoff, Sauerstoff und Wasserstoff, sowie das Wasser aus den Substraten zuführt; die Alge dagegen bereitet für den Pilz die nothwendigen Kohlenstoffverbindungen, so dass beide biologisch aufeinander angewiesen, von einander abhängig sind und in wechselseitiger Unterstützung arbeiten an der Production organischer Substanz für den Aufbau ihres gemeinsamen Körpers."

In dieser für den knapp bemessenen Raum des Lehrbuchs berechneten Darstellung wollte ich besonders die morphologische

Einheitlichkeit des Flechtenthallus hervorheben. Gerade nm diese einschliessend zu kennzeichnen, ist das Wort Consortium besonders geeignet. Man kann jetzt öfters lesen: der Flechtenthallus sei eine mutualistische Symbiose. Ich will darüber nicht rechten, ob dieser Ausdruck bequemer sei, als das Wort Consortium, es ist das Sache des Geschmacks. Allein ich glaube, de Bary wollte mit der von ihm vorgeschlagenen Bezeichnung gar keinen morphologischen Nebenbegriff verbinden, wie er im Worte Consortium enthalten ist. Ihm bedeutet das Wort Symbiose ein Zusammenleben, also einen Zustand, eine Function, einen Process. Und in diesem Sinne seines Autors darf auch meines Erachtens das Wort Symbiose allein gebraucht werden, d. h. zur Bezeichnung der physiologischen Wechselbeziehung zweier Organismen, speciell der Alge und des Pilzes in den Flechten. Will man dagegen den Flechtenthallus, unter vollinhaltlicher Berücksichtigung dieser Wechselbeziehung, als morphologische Einheit kennzeichnen, so dient dafür das Wort Consortium.

Als morphologische Individualitäten sind mir aber die Flechten immer erschienen trotz meiner freudigen Zustimmung zu Schwendener's Theorie; und diese Auffassung beeinflusste auch die Fassung des oben mitgetheilten Citats aus meinem Lehrbuch. Ich möchte hier noch etwas näher darauf eingehen.

Für meine Betrachtung ist es zweckmässig, zunächst nur die Ascolichenen mit entwickelterem Thallus zu berücksichtigen.

Für diese steht einerseits fest, dass der in ihnen enthaltene Pilz als solcher, d. h. im freilebenden Zustande, nicht mehr existirt; vielleicht hat er niemals existirt. Die Alge hingegen kann auch ausserhalb der Flechte vorkommen, und kennen wir freilebende Algenarten, die mit Flechtengonidien identisch sind oder denselben doch sehr nahe stehen.

Durch diese Thatsache wird eine, für die phylogenetische Entwickelung der Flechten bedeutsame Verschiedenheit im Verhalten der beiden Componenten des Consortiums begründet. Die Alge ist im Wesentlichen, und abgesehen von ontogenetischen Veränderungen, conform gewissen, im freilebenden Zustande bekannten Typen. Dagegen würde man in Verlegenheit gerathen bei dem Versuche, die natürliche Verwandtschaft der Flechtenpilze mit den zur Zeit lebenden Gruppen der eigentlichen Ascomyceten festzustellen. In dem

auch mit anderen Algen Flechtenconsortien zu bilden, wenn es natürlich auch nicht ausgeschlossen ist, dass die mit anderen Gonidien ausgerüsteten Flechten parallelen Entwickelungsreihen ihren Ursprung verdanken.

Die aus Collema phylogenetisch hervorgehenden Entwickelungsreihen konnten sich zunächst in aufsteigender Linie bewegen, d. h. in äusserer Gestaltung und innerer Differenzirung ihres Körpers vom einfacheren zum zusammengesetzteren, vom niedrigeren zum höheren fortschreiten. Ich glaube, dass sich solche Entwickelungsreihen noch heute nachweisen lassen und möchte hier als Beispiel nur auf die sehr natürliche Reihe: Collema, Leptogium, Hydrothyria, Peltigera hinweisen; sollte aus letzterer Gattung Stictina hervorgegangen sein, so würde diese dann durch Austausch der blaugrünen Gonidien gegen rein grüne sich in Sticta umgebildet haben.

Jeder phylogenetisch herausgebildete Flechtentypus konnte natürlich den Ausgangspunkt neuer Entwickelungsreihen abgeben. Dabei konnte die phylogenetische Metamorphose ebenso gut absteigend wie aufsteigend fortschreiten. Allerdings wird es im einzelnen Falle kaum zu entscheiden sein, ob man eine Form mit unvollkommen entwickeltem Lager als Anfangsglied oder als rudimentär gewordenes späteres Glied einer Reihe zu deuten habe; die Arten mit spinnwebigem Thallus (so nenne ich die Formen mit morphologisch unvollkommenen Consortien), z. B. Biatora uliginosa, Thelidium minutulum, sind mir in dieser Hinsicht zweifelhaft. Ich möchte aber als ganz rudimentäre, nämlich gonidienlos gewordene Typen die sogenannten Pseudolichenen ansehen, Formen, an denen die systematischen Lichenologen festhalten, da sie offenbar nahe Verwandtschaft zu echten Lichenen besitzen, die auch im System der Pilze nicht unterzubringen sind, die aber von anderer Seite für reine Pilze erklärt werden, weil sie keine Gonidien führen, wie z. B. gewisse Arten von Buellia und Arthonia. Manche dieser Formen leben parasitisch auf anderen Flechten; und wenn sie, wie ich glaube, von Flechten abstammen, so müssen sie auch im System bei den Flechten verbleiben. Sie verhalten sich dann phylogenetisch zu diesen, wie Cuscuta oder Monotropa zu den chlorophyllhaltigen Gattungen der gleichen Familien. Nur bringt die Natur der Sache es mit sich, dass die parasitisch werdende Flechte in eine einfache Pilzform zurückschlägt.

Diese meine Auffassung führt mit Nothwendigkeit zu der Consequenz, dass es ein natürliches, von dem der Pilze unabhängiges Flechtensystem giebt. Soll man dann aber die Flechten als besondere Pflanzenklasse streichen und einfach den Pilzen zurechnen? Ich meine, man soll dies nicht thun, und in dieser Hinsicht kann ich Schwendener nicht beipflichten. Derselbe giebt in den Algentypen zwar zu (S. 3), dass die Flechten gleichsam neue Gewächse mit durchaus individuellem Gepräge bilden, allein S. 38 erklärt er, dass die Flechten keine Hauptabtheilung der Kryptogamen, sondern eine Unterabtheilung in der grossen Reihe der Pilze sind, und fügt S. 39 hinzu: „Im Bau und in der Wachsthumsweise der Vegetations- und Reproductionsorgane stimmen ohnehin sämmtliche Flechten und Ascomyceten vollständig überein. Wo bleiben unter solchen Umständen die Grundlagen der bisherigen Eintheilung? Es ist klar, dass die Verschmelzung der beiden Gruppen in jeder Beziehung naturgemässer ist, und dass dadurch der Ausbau des natürlichen Systems nach massgebenden morphologischen Gesichtspunkten gefördert werden kann. Als massgebende morphologische Gesichtspunkte sind in erster Linie nach wie vor die allgemeinen Wachsthumsverhältnisse der vegetativen und reproductiven Organe zu betrachten."

Diese Aeusserungen Schwendener's, denen ich meinerseits niemals zuzustimmen vermochte, haben bei den Botanikern einen durchschlagenden Erfolg gehabt. In den Handbüchern und Leitfäden verschwanden die Flechten plötzlich von der Bildfläche, es kostete oft Mühe, sie im Anhang zu verschiedenen Pilzgruppen noch erwähnt zu finden. Schon der Umstand, dass eine an Zahl und Formen so reiche Pflanzenschaar, die einen so wesentlichen Antheil nimmt an der Vegetationsdecke der Erde, in botanischen Lehrbüchern fortan nur noch in Anhängen untergebracht werden konnte, hätte Bedenken erregen sollen hinsichtlich der Zweckmässigkeit solchen Verfahrens. Denn die Systematik soll auch practische Gesichtspunkte verfolgen und darum Zweckmässigkeitsrücksichten nicht ausser Acht lassen; wird sie dem idealeren Theil ihrer Aufgabe, den phylogenetischen Zusammenhang der Pflanzenformen festzustellen, wegen der Mangelhaftigkeit des Materials doch immer nur in beschränktem Umfange gerecht zu werden vermögen.

Allein nicht aus practischen Rücksichten gedenke ich gegen

den in Rede stehenden Theil der Schwendener'schen Lehre hier Widerspruch zu erheben, sondern aus theoretischen Gründen: einmal, weil ich der Behauptung Schwendener's nicht zustimmen kann, dass die Flechten im Bau und in der Wachsthumsweise der Vegetationsorgane mit den Ascomyceten übereinstimmen, und zweitens, weil ich überzeugt bin, dass die Flechten einen selbstständigen, in seiner phylogenetischen Entwickelung von den Pilzen unabhängigen Kreis des Pflanzenreiches bilden. Ich werde in den folgenden Abhandlungen meine auf Einzelheiten sich stützenden Argumente vortragen; hier mögen nur noch ein paar allgemeine Bemerkungen ihren Platz finden.

Gegen die Beseitigung der Flechten als besondere Pflanzenklasse haben die Lichenologen, d. h. die speciellen Flechtenkenner, mit einer, ich möchte sagen instinctiven Abneigung Opposition gemacht; meines Wissens hat unter ihnen nur Wainio sich denen angeschlossen, welche die Flechten unter die Pilze einreihen. (Vergl. Etude sur la classification naturelle et la morphologie des lichens du Brésil. Helsingfors 1890.) Ich gestehe gerne, dass dieser zähe Widerstand der Lichenologen mir darum stets sympathisch gewesen ist, weil ich ihn für berechtigt halte; allein es war in meinen Augen ganz verkehrt, dass dieser Widerstand seine Waffen gegen die Schwendener'sche Theorie richtete. Diese wird meines Dafürhaltens durch den Streit um die Selbstständigkeit der Flechten garnicht berührt, und doch kämpften die Lichenologen hauptsächlich gegen die Auffassung der Gonidien als Algen, und zwar mit den unglücklichsten Argumenten. Förmlich hypnotisirt durch diese ihnen vermeintlich unbequeme Theorie verschlossen sie geradezu die Augen gegen die sich immer mehr häufenden Beweise für deren Richtigkeit. Und doch kann der Streit nur auf einem ganz anderen Felde zum Austrag gebracht werden.

Wenn sich, namentlich im Vergleich mit anderen Pflanzen, Hyphen und Gonidien so zu einander verhalten, als ob sie auseinander hervorgegangen sein könnten, so braucht dies darum noch nicht der Fall zu sein, und ist es bei den Flechten thatsächlich auch nicht; die Flechten weichen dadurch eben ab von allen anderen grünen Gewächsen. Auch ich bin der Meinung und lege Werth darauf, dies nachdrücklich hervorzuheben, dass die Hyphen und Gonidien der Flechten sich physiologisch zu einander verhalten, wie

die farblosen und die grünen Zellen im Laube einer Riccia und Marchantia oder auch im Blatte einer Blüthenpflanze, z. B. eines Dasylirion; allein diese Auffassung bildet für mich nicht das geringste Hinderniss zur Annahme der neuen Theorie.

Für mich sind die Flechten in systematischer Hinsicht selbstständige Organismen, weil ich glaube, dass sie einen eigenen Stammbaum besitzen, eine eigene Entwickelungsbahn durchlaufen haben, die sie als blosse Pilze niemals durchlaufen haben würden. Denn in Form und Structur ihrer Vegetationsorgane schliessen sie sich ganz den übrigen grünen oder doch mit Assimilationspigmenten ausgestatteten Pflanzenklassen an, keineswegs aber den Pilzen. Nicht den geringsten Einwand gegen diese Auffassung vermöchte ich herzuleiten aus der Thatsache, dass auch heute noch Flechtenkörper durch Synthese von Hyphen und Algen sich aufbauen; noch weniger daraus, dass es möglich ist, analytisch die Gonidien und Hyphen einer Flechte für sich gesondert zu kultiviren. Dies letztere ist Möller künstlich gelungen, in der Natur dürfte es kaum vorkommen; aber wäre es so sehr verwunderlich, wenn einmal ein geschickter Experimentator grüne und farblose Gewebe höherer Pflanzen isolirt zu kultiviren vermöchte? Sind die Anfänge dazu nicht schon gemacht worden? Dass solche Kulturen bei den Pilzcomponenten der Flechten ausserordentlich viel leichter gelingen, liegt doch eigentlich nur in der Natur der Sache.

In meinen obigen Ausführungen wurde schon angedeutet, dass ich einen polyphyletischen Ursprung der Flechten annehme. Auch daraus ist kein Grund herzuleiten, die Flechten als Klasse zu streichen; denn was wissen wir darüber, ob die Moose, die Farne, die Blüthenpflanzen monophyletischen oder polyphyletischen Ursprung besitzen? Wieviel einzelne Entwickelungsreihen in den Flechten enthalten sind, lässt sich nicht feststellen; ich leugne nur, dass eine jede Gattung oder gar Art von einem besonderen Pilze abstammt; denn dann wäre das Zustandekommen der Flechtengestalten, die sämmtlich Anpassungen an die Kohlensäure-Assimilation zum Ausdruck bringen, sehr unverständlich. Ich möchte im Gegentheil glauben, dass der ursprünglichen Entwickelungsreihen gar nicht so sehr viele sind. Zu den sich endophyletisch fortentwickelnden Hauptstämmen können später einzelne Accessionen hinzugetreten sein; vielleicht sind die Hymenolichenen solch' ein späterer Zuwachs.

Ob aber z. B. alle Pyrenolichenen von Pyrenomyceten abstammen, ob nicht manche sich aus Discolichenen entwickelt haben, ist mir noch durchaus zweifelhaft.

Die Gonidien sind zu Flechtenorganen gewordene Algen; die Hyphen zu Flechtenorganen gewordene Pilze. Will man behaupten, die Hyphen bestimmen die Gestalt des Flechtenthallus, so ist dies nicht richtiger, als wenn man sagt, der Holzkörper bestimme die Form des Baumes. Die Gestalt des Baumes ist bedingt durch seine ernährungsphysiologischen Aufgaben. Es kommt darauf an, dass derselbe der Luft und dem Lichte möglichst ausgedehnte assimilirende Oberflächen darbietet, und um diese zu tragen, zu halten und zweckmässig zu vertheilen, wirkt der Holzkörper mit am Aufbau der Baumfigur, unbeschadet seiner sonstigen ernährungsphysiologischen Functionen. Ganz ähnlich steht es mit den Flechten. Mag der Pilz oder die Alge quantitativ überwiegen (Collema, Parmelia), immer kommen die nämlichen Figuren heraus, für welche die Aufgabe der Kohlensäure-Assimilation massgebend ist.

Es wurde durch de Bary darauf hingewiesen (Symbiose, S. 27), wie im Allgemeinen bei Pflanzen durch einen Parasiten unmittelbare Gestaltänderungen des Wirthes hervorgebracht werden können; er erläutert dies an den Beispielen von Euphorbia Cyparissias und den Hexenbesen. Mit diesen pathologischen Bildungen vergleicht er die Formen der Flechten. S. 28 sagt er: „Die Alge wird von dem Augenblicke des Zutritts ihres Genossen an meistens beträchtlich verändert. Die Richtungen des Wachsthums, von welchen die Gestalt abhängt, gehen andere Wege als zuvor. Ein flacher oder kugeliger Gallertstock, welchen z. B. die Nostocalgen der Gallertflechten bilden, wächst zur Form regelmässig verzweigter, selbst strauchartiger Körper heran.“ Ich halte diesen Gesichtspunkt wohl für beachtenswerth; allein ich glaube, dass er das Wesen der Sache keineswegs erschöpft. Wenn der Pilz bei der Synthese den Nostoc zum Collema modelt, so handelt es sich um eine, vom Consortium historisch erworbene, nützliche Anpassung. Die Umwandlung von Nostoc in Collema war ein phylogenetischer Process, der sich nunmehr ontogenetisch wiederholen kann. Eine lediglich deformirende Einwirkung des Pilzes auf das Nostoc, vergleichbar der des Aecidium auf Euphorbia, dürfte nur im Anfange der Phylogenie von Collema vorgekommen sein, damals freilich die Umbildung einleitend und fördernd.

Von hervorragender Wichtigkeit für meine Auffassung der Flechten ist, dass dieselben im Laufe ihrer Phylogenie eine eigene Fructification erworben haben, die Soredien. Die Soredien sind die eigentlichen Früchte der Flechten. Sie besitzen diejenigen Qualitäten, welche wirkliche Flechtenfrüchte haben müssen, Hyphen und Gonidien zusammen. Jedes Soredium ist ein kleines Consortium, mit Allem ausgerüstet, das erforderlich ist, einen neuen Flechtenthallus hervorzubringen. Wenn sich daneben auch die Fructification des Pilzes erhalten hat, so thut dies der Bedeutung der Soredien keinerlei Abbruch. Selbst in den Fällen vollständigster Ausbildung und Function von Apothecien und Sporen ist diese Fructification eigentlich unvollkommener als die der Soredien. Denn sie erfordert, um wirksam zu werden, stets eine neue Synthese, es müssen Algen der erforderlichen Art vorhanden sein, damit die Keimfäden der Sporen sich fortentwickeln können, wobei sie als Ausgangspunkt der Thallusbildung zunächst ein kleines Soredium erzeugen.

Eine zweite, nicht minder interessante, von den Flechten als Consortien erworbene Anpassung der Fructification sind die Hymenialgonidien. Dieselben entsprechen zusammen mit den Sporen, mit denen sie ausgeschleudert werden, durchaus den Soredien. Wie Stahl berichtet (Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten II, S. 13), erhält bei Endocarpon pusillum jede Spore bei der Ausstreuung 20—40 Hymenialgonidien als Mitgift, die an ihrer klebrigen Oberfläche haften. Dies kommt der Soredienbildung doch sehr nahe.

Man wende mir nicht ein, die Soredien seien keine Früchte, sondern Brutknospen. Das wäre ein Streit um Worte, auf den ich nicht eingehe. Die Soredien sind so gut Früchte, wie andere ungeschlechtliche Fructificationen von Thallophyten; will man sie Brutknospen nennen, so habe ich nichts dawider, jedenfalls sind sie specifische Fortpflanzungskörper der Flechten. Warum will man dann aber nicht auch ungeschlechtlich erzeugte Ascussporen Brutknospen nennen?

Bemerkenswerth ist, dass manche Flechtenspecies sich nur noch durch Soredien fortpflanzen, Apothecien werden von ihnen kaum noch gebildet. In anderen Fällen sind die Apothecien rudimentär und steril geworden, und nach Krabbe pflanzen sich selbst diejenigen Cladonien, die ausgebildete Schlauchsporen und Conidien

besitzen, in der Natur doch nur durch Soredien fort; die vom Pilze überkommenen Fortpflanzungsorgane scheinen bei Cladonia sich also sämmtlich auf dem Wege des Rudimentärwerdens zu befinden.

Ein ferneres Moment, das für die Selbstständigkeit der Flechten spricht, liegt in manchen chemischen Eigenschaften derselben. Ich will hier absehen von den vielen specifischen Stoffen zahlreicher Flechten und nur an das Lichenin erinnern, das eine allgemeine Verbreitung zu besitzen und bei den Pilzen nicht vorzukommen scheint. Dasselbe dürfte also erst in der Phylogenie der Flechten entstanden sein.

Ein Umstand, der besondere Beachtung verdienen dürfte, ist der, dass die Lichenologen im Grossen und Ganzen wohl einig sind über die Abgrenzung der Species bei den Flechten, dass ihre Ansichten dagegen um so mehr auseinandergehen in der Definition der Gattungen. Ein Symptom davon ist, dass im Register lichenologischer Werke gewöhnlich die Arten aller Gattungen durcheinander in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt werden. Man gewinnt überhaupt öfters den Eindruck, dass manche Lichenologen nicht recht an das Bestehen von Gattungsgrenzen bei den Flechten glauben. Danach würden bei den Flechten die Uebergänge in weit grösserer Ausdehnung sich erhalten haben, als in anderen Pflanzengruppen, was diese Gewächse für das Studium der Speciesfrage besonders interessant erscheinen lässt.

Hierzu tritt noch ein anderer Punkt, der gerade die vergleichende Morphologie der Flechten anziehend und lehrreich gestaltet. Wie Wainio hervorgehoben hat, besteht in den verschiedenen Ordnungen der Flechten eine analoge Stufenleiter der morphologischen Differenzirung des Thallus, die vom Krustentypus durch die Laubform zur Strauchform emporsteigt (Etude etc., S. XVI). Diese zweifellos richtige Thatsache scheint mir zu beweisen, dass an verschiedenen Stellen des phylogenetischen Stammbaums übereinstimmende Entwickelungsrichtungen Platz gegriffen haben, welche zeigen, dass unter dem Princip der Anpassung an die Assimilation das morphologische Gleichgewicht der Formen analogen Gestalten zugestrebt hat. Auch diese Erscheinungen lassen sich zu Gunsten meiner Auffassung von der selbstständigen Phylogenie der Flechten verwerthen, und wird dies in den nächsten Abhandlungen geschehen.

Zum Schluss noch ein paar Worte über die Hymenolichenen mit Rücksicht auf die neuen Untersuchungen Möller's (Flora 1893, S. 254).

Das hervorragende Interesse dieser Arbeit liegt in dem Nachweise, dass ein und derselbe Hymenomycet die drei verschiedenen Flechten Cora, Dictyonema und Laudatea zu bilden vermag. Ferner hat der Verfasser gezeigt, dass der zu den Thelephoreen gehörige Pilz auch in der Gegenwart ohne Gonidien zu existiren vermag, also ein facultativer Flechtenbildner ist. Dieses Verhalten ist ungemein lehrreich. Ich fragte mich sogleich nach dem Lesen des interessanten Aufsatzes, ob derselbe etwas gegen meine Auffassung der Flechten beweise? Das thut er nun in keiner Richtung. Im Gegentheil, die Hymenolichenen bieten uns Fingerzeige für das Verständniss des Ganges der morphologischen Entwickelung bei den Flechten überhaupt. Während im Allgemeinen eine gut ausgebildete Flechtenart constante Gonidien besitzt, mitunter zweierlei nebeneinander, sehen wir hier einen Pilz mit zwei verschiedenen Algen Consortien von verschiedener Gestalt eingehen; der beste Beweis, dass der Pilz allein nicht massgebend für die Körperform der Flechten zu sein braucht. Wenn nun neben Cora und Dictyonema der Pilz noch selbstständig vorkommt, so ist dies zunächst ein Analogon zu dem autonomen Vorkommen der Gonidien ausserhalb des Flechtenthallus. Dann aber ist hierin vielleicht eine Andeutung dafür zu erblicken, dass die kleine Gruppe der Hymenolichenen im Vergleich zu den Ascolichenen sehr jungen Ursprunges ist, also erst den Anfang einer Entwickelungsreihe darstellt. Freilich ist auch nicht ausgeschlossen, dass die Hymenolichenen schon sehr lange bestehen, es aber zu keinem grösseren Formenreichthum gebracht haben, aus Gründen, die sich noch unserer Kenntniss entziehen. In jedem Falle sehen wir, dass zwei einander phylogenetisch sehr nahe stehende Flechten in der Körperform bereits erheblich von einander abzuweichen vermögen. In dieser Hinsicht ist auch Laudatea höchst interessant. Nach unseren systematischen Begriffen ist sie nur eine Varietät, die facultativ unter dem Einfluss äusserer Lebensbedingungen sich bildet, trotz der grossen Abweichung im Habitus von der Hauptform. Wir können uns vorstellen, dass diese Laudatea-Form durch fortschreitende innere Variation sich befestigt, stabil wird; dann würden wir die Spaltung einer Stammform in zwei Arten vor uns sehen, die

habituell so weit von einander abweichen, dass kein Systematiker zu tadeln wäre, der sie als Gattungstypen von einander unterschiede[1]). Unter den Ascolichenen giebt es übrigens zahlreiche Beispiele dafür, dass nahe verwandte Arten ausserordentlich verschiedene Gestalt anzunehmen vermögen. Ich werde in den nächsten Abhandlungen Gelegenheit finden, diesen Umstand an Beispielen zu erläutern.

Ich komme also am Schlusse des 25jährigen Bestehens der Schwendener'schen Theorie unter vollinhaltlicher Anerkennung derselben zu dem Schlusse, dass diese Theorie gar keinen Anlass bietet, die Flechten als selbstständige Pflanzenklasse zu streichen[2]).

Kiel, im März 1894.

---

1) Ueber die abweichende Ansicht Wainio's von den Hymenolichenen vergl. dessen Etude etc., II, S. 238 ff.

2) Die Klasse der Flechten ist eine polyphyletische; darum mag sie auch die Hymenolichenen in sich aufnehmen.

Ueber den Einfluss des Sauerstoffzutritts auf Alkohol- und Kohlensäurebildung bei der alkoholischen Gährung.

Von

Dr. E. Giltay und **J. H. Aberson.**

Docenten der Botanik und der Chemie an der Reichslandwirthschaftlichen Schule zu Wageningen.

Einleitung.

Geschichtliche Uebersicht.

Bekanntlich wurde von Pasteur eine Ansicht über die Bedeutung des Sauerstoffs für die alkoholische Gährung aufgestellt, die zu vielem Streit Veranlassung gab. Nach Pasteur's Meinung [1]) lebe die Hefe bei Sauerstoffzutritt nahezu wie ein gewöhnlicher Fadenpilz, und offenbare sich sein Fermentcharakter erst bei Abschluss des Oxygeniums. Er begründet dies in folgender Weise:

Wenn etwas Hefe in einen Kolben mit Nährflüssigkeit gebracht wird, der keinen Sauerstoff enthält, dann wächst die Hefe zwar spärlich, aber sie entwickelt sich und vergährt Zucker, und zwar für einen Theil gebildete Hefe 60, 80 und 100 Theile Zucker. Wird dagegen der Pilz frei an der Luft in dünner Flüssigkeitsschicht in einem weiten Gefäss gezüchtet, dann entwickelt er sich sehr schnell (wohl 100 Mal schneller), verbraucht viel Sauerstoff, und für jeden Theil neu gebildeter Hefe nur 6—8 Theile Zucker.

Das Vermögen der Hefe, unter den erst erwähnten Zuständen soviel Zucker pro Einheit neu gebildeter Substanz zu zerlegen, nennt

1) L. Pasteur, Expériences et vues nouvelles sur la nature des fermentations. Comptes rendus, T. 102, S. 1260.

er deren fermentativen Charakter; als Ursache betrachtet er die Abwesenheit des Sauerstoffs.

Unter den Bestreitern dieser Ansicht erwähnen wir zuerst Adolf Mayer[1]), welcher durch eine Kultur dreimal täglich Luft leitete und die Resultate mit denen von Versuchen, wobei dies nicht stattfand, verglich.

Der Unterschied war sehr gering. Schützenberger[2]) hatte aber wahrscheinlich recht, als er zu diesen Versuchen bemerkte, dass der Verfasser das Vermögen der Hefe, Sauerstoff zu benutzen, viel zu gering geschätzt hatte. Später werden wir aber noch andere Arbeiten des genannten Verfassers zu besprechen haben.

Schnurstracks mit der Pasteur'schen Meinung in Widerspruch ist diejenige Brefeld's[3]). Nach Brefeld wächst die Hefe im sauerstofffreien Raum gar nicht. Zur Erklärung früherer damit streitiger Erfahrungen weist Verfasser darauf hin, wie schwierig es ist, ein Gas so frei von Sauerstoff zu erhalten, dass die Menge dieses letzteren für die Entwickelung der Hefe nicht mehr genügt. Beobachtet man jedoch in einer geeigneten Gaskammer Hefezellen, die einem Gase ausgesetzt sind, worin sich so wenig Sauerstoff befindet, dass dieser bald verbraucht ist, dann hört in kurzer Zeit alles Wachsthum auf.

Weiterhin füllt er einen Kolben von 3 l mit 10 % Zuckerlösung und etwas Hefe und vertreibt möglichst vollkommen allen Sauerstoff im Raume über der Flüssigkeit. Alles Oxygenium muss nach dem Verfasser sehr bald verbraucht worden sein. Dennoch dauerte die Gährung 14 Tage nahezu ungeschwächt. Weil die Hefe in dem Kolben nach des Verfassers Meinung sich nicht vermehrt haben kann, müsse die Gährung als ein pathologischer Process betrachtet werden, der bei Sistirung des Wachsthums auftritt. Dies werde noch dadurch bestätigt, dass es möglich sei, reichliche Hefevermehrung ohne Alkoholbildung zu haben, wenn die Flüssigkeit fortwährend an Sauerstoff reich bleibt.

---

1) Studien über alkoholische Gährung. Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen, 1873, S. 290.

2) Schützenberger, Les fermentations, Paris, Germer Baillières, S. 111.

3) Dr. Oscar Brefeld, Untersuchungen über die Alkoholgährung. Vorläufige Mitth., vorgetragen in der physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg, und Untersuchungen über Alkoholgährung in Landw. Jahrbücher, III, S. 65 bis 108.

Gegen Brefeld wendet sich zunächst wieder Adolf Mayer[1]) in Bezug auf die Meinung des ersteren, dass bei der Anwesenheit von Sauerstoff keine Gährung stattfindet. Er zeigt an Kulturen in Schlammtrichtern und bei Hefe, die in dünner Schicht auf Filtrirpapier ausgebreitet und der Sauerstoffeinwirkung ausgesetzt ist, dass dies sehr wohl der Fall sein kann.

Pasteur erwidert in seinen näher zu besprechenden Etudes sur la bière Brefeld, bespricht aber nur die Gaskammer-Versuche. Er meint, dass Brefeld zu alte Hefe verwendet habe, und erklärt daraus das schnelle Sistiren des Wachsthums.

Pasteur wird weiterhin angegriffen von Schützenberger[2]).

Zunächst definirt dieser die Stärke der Gährung in anderer Weise. Nach S. stehe dieselbe im geraden Verhältniss zur Zuckermenge, die von der Gewichtseinheit Hefe in der Zeiteinheit zerlegt wird.

Mittels einer von ihm und Gerardin ausgebildeten Titrirungsmethode des Sauerstoffs studirte er näher den Oxygenium-Consum der Hefe unter verschiedenen Umständen.

Erstens stellte er fest, dass die Hefe stärker athmet (wiederum berechnet per Gewichtseinheit in der Zeiteinheit) bei Anwesenheit von nahrhaften Albuminoiden als beim Fehlen derselben. Dann bestimmte er den Alkohol von zwei Gährungen, unter denselben Umständen gebildet, mit Ausnahme davon, dass bei der einen fortwährend Sauerstoff gelöst gehalten wurde. Die Gährungsintensität wurde im letzteren Fall deutlich höher gefunden. Ferner findet er bei ausgehungerter Hefe eine fast völlige Reactionslosigkeit dem Sauerstoff gegenüber.

Er leitet hieraus ab, dass die Gährung stärker oder schwächer sei, je nachdem im Allgemeinen die Lebensumstände günstiger sind. Eine erste Bedingung zu kräftigem Leben sei Sauerstoff. Ist diese erfüllt, dann verläuft unter übrigens günstigen Umständen die Gährung nicht langsamer, sondern kräftiger als bei Sauerstoffabschluss, während Pasteur's Theorie gerade das Gegentheil erfordere. Entzieht man den Sauerstoff, dann gehen alle Lebensfunctionen langsamer von statten, auch die Gährung.

---

1) Saccharomyces cerevisiae und der freie Sauerstoff.

2) P. Schützenberger, l. c., S. 151 f.

Pasteur vertheidigte sich gegen diesen Angriff in seinen Studien über das Bier[1]).

Er meint, dass Schützenberger Unrecht hat, wenn dieser zur Bestimmung von dem, was Schützenberger „énergie du ferment" nennt, die Zeit einführt. Nach Pasteur sei „le pouvoir du ferment" unabhängig von der Zeit, während welcher es seine Wirkung ausübe. Ob eine Hefemenge eine Quantität Zucker in einem Tage, in einem Monat oder in einem Jahr zerlege sei einerlei. Sie hat dann immer dieselbe Arbeit verrichtet. Wenn nun, wie Pasteur in seinem genannten Buche des Näheren darthut, bei Sauerstoffabschluss bei der Bildung einer gewissen Hefemenge viel mehr Zucker zersetzt wird, als wenn Sauerstoff freien Zutritt hat, dann sei die Hefewirkung im ersteren Fall stärker, denn es komme nur an auf die Zuckermenge, die zersetzt wird, nicht auf die Zeit, worin dies geschieht.

Dass bei Anwesenheit von Sauerstoff die Alkoholbildung nicht verlangsamt wird, sei nicht unvereinbar mit seinen Ansichten. Pasteur selber habe ja gezeigt, dass bei Gegenwart von Sauerstoff die Lebenskraft der Hefezelle zunehme, bei dieser Lebensweise nähere sich aber die fermentative Wirksamkeit zu Null.

Diese letzte Aeusserung Pasteur's ist wohl nicht anders zu verstehen, als dass bei Sauerstoffgegenwart jede Zelle zur Bildung einer Tochterzelle viel weniger Zucker in Alkohol und Kohlensäure zersetzt, dass aber dennoch von einer Zelle plus ihren Nachkommen in einer bestimmten Zeit mehr Alkohol gebildet wird, weil die Vermehrung soviel schneller stattfindet.

Es ist allerdings wahr, dass dies der Fall sein könnte, aber der Beweis fehlt. Pasteur hat für einige Fälle gezeigt, dass bei Sauerstoffabschluss zur Bildung einer gewissen Hefemenge mehr Zucker zerlegt werden muss als bei Sauerstoffzutritt, aber den Verband zwischen Oxygenium- und Zuckerverbrauch, Hefevermehrung und Alkoholbildung hat er nicht klargelegt, weil er, soviel uns bekannt ist, von keiner Gährung diese sämmtlichen Daten mittheilt; er hat darüber nur Meinungen geäussert. S. 245 sagt er, dass die gebildete Kohlensäure grösstentheils herrührt von Oxydationen, die durch aufgenommenen Sauerstoff vollzogen werden, aber Gründe

1) Louis Pasteur, Etudes sur la bière, Gauthier Villars, 1876, S. 245 f.

werden nicht angeführt, und wie wir näher sehen werden, war es bei unseren Versuchen auch nicht der Fall. S. 249 wird für einen bestimmten Fall mitgetheilt, wieviel Sauerstoff bei der Bildung einer gewissen Hefemenge absorbirt wird, aber es wird nicht gesagt, wieviel Alkohol dabei entstanden ist. Es mag hier sofort vorausgeschickt werden, dass unter den von uns studirten Gährungen sich z. B. eine befand, wo das Verhältniss zwischen gebildeter Hefe und zerlegtem Zucker $\frac{1}{3{,}8}$ war (also noch etwas mehr als im Maximalfall $\left(\frac{1}{4}\right)$ bei Pasteur), wo für 1 g Hefe 434 cM^3 Kohlensäure auftrat, die durch Oxydation von C-haltigem Material mittelst Sauerstoff entstanden sein müsste (bei Pasteur per 1 g Hefe 414 cM^3, also noch etwas weniger), und wo die Hefe dennoch, in Bezug auf den Sauerstoff, durchaus nicht wie ein Schimmel gelebt hatte, wie Pasteur meinte, dass in seiner Kultur dies der Fall gewesen, denn mehr als dieselbe Kohlensäuremenge (580 cM^3) muss bei unserem Versuch durch Spaltung von Zucker in Alkohol und Kohlensäure entstanden sein.

Es erübrigt aber noch die Meinungsverschiedenheit Pasteur's und Schützenberger's über die Definition der Gährkraft zu besprechen. Nach Pasteur müsse also nur die Zuckermenge, die bei der Bildung eines gewissen Hefequantums zersetzt wird, in Betracht kommen, und wäre die dazu erforderliche Zeit einerlei. „La notion du temps n'entre pas dans la définition du travail." An sich ist dieses natürlich nicht zu leugnen. Die Frage ist nur, inwieweit der Satz verwendbar ist. Es ist ja deutlich, dass „le pouvoir du ferment" nicht nur von dem zerlegten Zuckerquantum abhängt, welches die Bildung einer gewissen Hefemenge begleitet. Die mechanischen Hauptbegriffe wurzeln doch am Ende in directen menschlichen Erfahrungen. Bringen wir nun die Sache auf menschliche Zustände über. Vergleichen wir zwei Völker und zwar in zwei Functionen, der Production von Nachkommen und der z. B. durch Händethätigkeit producirten Arbeitsmenge. Gesetzt beim einen wurde bei der Production eines Nachkommens per Individuum eine Arbeit a verrichtet und beim anderen Volke $2a$, würde man dann unbedingt mit Bezug auf Händearbeit das zweite Volk mit dem grössten Vermögen („pouvoir") das kräftigere nennen?

Wie einleuchtend, ist dies nicht der Fall, denn wenn $2a$ beim letzteren Volk in viermal längerer Zeit producirt wurde wie a beim

ersteren, dann wäre das zweite Volk das schwächere. Eine Arbeit a bleibt also an sich zwar gleich gross, in welcher Zeit sie auch verrichtet wird, aber zum Beurtheilen des Vermögens zur Arbeitsleistung gehört auch die Kenntniss der Zeit, worin ein gewisses Quantum geliefert wird. Bekanntlich wird in der Mechanik für dieses Vermögen als Einheit die Pferdekraft gebraucht.

Es hat also Schützenberger in Bezug auf die Definition des Gährvermögens wohl recht gehabt.

Der nächste zu besprechende Angriff ist der von v. Nägeli[1]).

Dieser Verfasser hält zunächst die von Pasteur aus seinen eigenen Versuchen gezogene Schlussfolge, dass die Hefe bei Luftabschluss eine 20 mal grössere Wirksamkeit hat als bei Luftzutritt, für unrichtig. Die Wirksamkeit der Hefe werde bestimmt durch die Menge des zerlegten Zuckers, getheilt durch die Summe der Producte aus den wirksam gewesenen Hefemengen und ihren Zeiten. Nun seien zwar die Angaben Pasteur's nicht ganz genügend, um diesen Quotient zu finden, aber wenn Verfasser bei den Versuchen Pasteur's seine eigenen Erfahrungen in Erwägung zieht, kommt er zum Resultat, dass eine Hefezelle während der nämlichen Zeit mehr Zucker zerlegt, wenn ihr Sauerstoff zur Verfügung steht, als wenn dies nicht der Fall ist.

Zu diesen Ausführungen ist in erster Linie zu bemerken, dass wenn auch v. Nägeli recht hat, wenn er an den Pasteur'schen Angaben aussetzt, dass dieselben zu vag sind, er selbst es doch kaum besser macht.

Denn wenn man bei den Pasteur'schen Versuchen voraussetzt, dass die Hefevermehrung proportionell mit der Zeit geschah, dann findet man für die Luftkulturen eine geringere Thätigkeit im Sinne v. Nägeli's[2]). Wie v. Nägeli bemerkt, ist aber die Pro-

1) Theorie der Gährung, München 1879, S. 18 ff.

2) Nach den Pasteur'schen Angaben vergähre die Hefe in der flachen Schale ungefähr das siebenfache Gewicht der gebildeten Hefemenge, im Kolben etwa das 80 fache Gewicht; im Kolben entstehe sie wohl 100 Mal langsamer.

Es sei nun in einem bestimmten Fall die Zuckermenge sowohl in der Schale wie im Kolben g Gramm, dann wäre am Schluss der Gährung in der Schale vorhanden $\frac{1}{7}$ g Hefe, im Kolben $\frac{1}{80}$ g.

Es entstehe nun g Gramm Hefe in der Zeit t in der Schale, dann entsteht sie im Kolben in 100 t. $\frac{1}{7}$ g wird also in der Schale in $\frac{1}{7}$ t entstehen; $\frac{1}{80}$ g im

gression der Zunahme nicht bekannt. Ueber die Gründe, worauf er nun dennoch zu einem bestimmten Resultat kommt, giebt er keine andere Auskunft, als dass es Erfahrungen aus zahlreichen Hefekulturen sind (S. 20).

Uebrigens scheint v. Nägeli Pasteur's Studien über das Bier, welche doch ungefähr drei Jahre vor der „Theorie der Gährung" erschienen, nicht gekannt zu haben, denn sonst würde er gewusst haben, dass die Meinungsverschiedenheit zwischen ihm und Pasteur über den Einfluss des Sauerstoffs auf die Gährung in erster Linie in einer anderen Definition der Gährkraft wurzelt. Wenn man bedenkt, dass Gährkraft bei Pasteur ganz etwas anderes bedeutet als bei v. Nägeli, werden auch die Pasteur'schen Angaben durch diejenigen von v. Nägeli, auch wenn man annimmt, dass sie an sich richtig sind, gar nicht widerlegt, denn die Zersetzung eines grösseren Zuckerquantums zur Bildung einer gewissen Hefemenge bei Luftabschluss (Pasteur) ist sowohl mit grösserer als mit kleinerer Gährthätigkeit im Sinne Nägeli's (oder Schützenberger's, welcher schon früher eine ähnliche Definition gab) zu vereinigen. Wenn z. B. bei Luftzutritt in der Zeiteinheit aus einer Zelle zwei entstanden, während in dieser Zeit die Einheit Zucker vergohren wurde, dann wäre im Mittel in der Zeiteinheit $1^1/_2$ Zelle thätig gewesen, und somit wäre die Wirksamkeit der Zelle im Sinne v. Nägeli's $\frac{1}{1^1/_2}$. Wenn nun bei Luftabschluss in vier Zeiteinheiten zwei Zellen statt einer entstanden wären, dann wäre die Wirksamkeit der Zelle, wenn 5 g Zucker vergohren wurden, $\frac{5}{4 \times 1^1/_2}$, was mehr ist als $\frac{1}{1^1/_2}$, indem, wenn nur 3 g Zucker zerlegt wurden, die Wirksamkeit $\frac{3}{4 \times 1^1/_2}$, somit mehr als bei Luftzutritt sein würde.

Die wenigen Versuche, die v. Nägeli von seinem Sohne anstellen liess, sollen zum Ergebniss geführt haben, dass bei Luftzutritt aus derselben Zuckermenge mehr Alkohol entstand als bei Luftabschluss, während die Ansicht Pasteur's über die Lebensweise der Hefe das Gegentheil erforderte.

Kolben in $\frac{100\,t}{80}$. Die g Gramm würden also in der Schale vergohren sein in $\frac{1}{7}$ t, unter Bildung von $\frac{1}{7}$ g Hefe; im Kolben von $\frac{1}{80}$ g Hefe in $\frac{100\,t}{80}$. Auf dieselbe Hefemenge und für dieselbe Zeit umgerechnet ergiebt sich hieraus, dass g Hefe in t Zeit 49 g vergähren würden und im Kolben 64 g.

Besonders diese Versuche wurden von Adolf Mayer[1]) kritisirt. Zuerst bemerkt Verfasser noch, dass v. Nägeli wohl fehl geht, wenn er aus Pasteur's Angaben so bestimmte Schlüsse zieht. Dieselben seien eigentlich zu vag, um irgend welche Conclusionen zuzulassen. In Bezug auf die Experimente, welche v. Nägeli von seinem Sohn anstellen liess, weist er auf die grosse Verschiedenheit und auf die geringe Gährkraft in den v. Nägeli'schen Experimenten hin. Seiner Meinung nach könnte die Ursache in der hinzugefügten Citronensäure liegen, und hätte v. Nägeli nur gezeigt, dass Luft einen günstigen Einfluss auf die Gährkraft der Hefe ausübe, wenn Citronensäure anwesend ist.

Mayer stellt nun drei Serien neuer Versuche an. Bei jeder Serie verwendet er drei grosse Fünfliterkolben; ausser der Gährflüssigkeit enthält der erste Luft, der zweite Stickstoff, der dritte Kohlensäure. In der ersten Serie wurden keine Nährsalze zugefügt, in der zweiten wohl, in der dritten wurde durch Hinzufügen von Hefeextract eine noch vollständigere Nahrung erreicht.

Bei Vergleichung der Resultate der drei Serien wurden nur geringe Differenzen gefunden. Das empirische Resultat war, wie Verfasser es ausdrückt, eigentlich Gleichheit, „nur durch mehrmals wiederholte Erwägungen ergab sich ein problematischer geringer schädigender Einfluss des Sauerstoffs".

Die Versuche von Pedersen und Hansen[2]) über den Einfluss des Sauerstoffs haben wohl Beziehung auf verbrauchte Stoff- und gebildete Hefemengen bei Luftzutritt und Luftabschluss, Alkohol und Kohlensäure werden aber nicht, wenigstens nicht gesondert, bestimmt. Sie finden, dass bei Luftdurchleitung mehr Hefe gebildet und mehr Extract vergohren wird, als wenn Luft nicht durchgeleitet wird. Im Verhältniss zur Hefemenge ist im letzteren Falle die Hefe mehr thätig. Später kommen wir auf dieselben ausführlich zurück.

Einige uns interessirende Mittheilungen wurden im Jahre 1883 noch von Cochin[3]) gemacht. Er vertheilte Oberhefe in Zucker-

---

1) Ueber den Einfluss des Sauerstoffs auf die alkoholische Gährung. Landw. Versuchsstationen, Bd. XXV, S. 301—325.

2) Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, 1879.

3) Sur divers effets products par l'air sur la levure de bière. C. R. 1883, S. 852.

wasser und stellte bei verschiedenen Temperaturen die Kultur mit grosser Oberfläche dem Einfluss der Luft aus, oder auch entzog dieselbe diesem Einfluss möglichst vollkommen.

Die hierauf bezüglichen Angaben sind jedoch sehr ungenau. Von dem letzteren Experiment heisst es z. B., dass dasselbe bei 20° während 14 Tagen stattfand, und dass die Cultur mit grosser Oberfläche der Luft ausgesetzt war. Das Wasser verflüchtigte sich und die Hefe blieb trocken. Nachher wurde der Alkoholgehalt höchstens 4% des Zuckers gefunden. Es ist aber nicht einzusehen, wie dies zu verstehen ist, denn der Alkohol wird doch wohl mit dem Wasser verflüchtigt sein, und von Absorptions-Apparaten ist gar keine Rede.

Resumé zur geschichtlichen Uebersicht.

Eigene Versuchsanordnung.

Wenn wir die bis dahin veröffentlichten Arbeiten über Sauerstoffeinfluss auf Gährungen übersehen, fällt es auf, dass eigentlich nirgends dieser Einfluss mit Bezug auf Alkohol und Kohlensäurebildung, Hefevermehrung und Zuckerverbrauch zugleich bestimmt wurde, und hiervon in erster Linie sind wohl die noch immer herrschende Unsicherheit und Meinungsverschiedenheit die Folge. Sehr verwirrend ist weiterhin der verschiedene Gebrauch des Wortes „Gährung", denn abgesehen von den verschiedenen Ansichten in Bezug auf die Einführung der Zeit zur Kennzeichnung dieses Begriffes, bezieht „Stoffverbrauch durch Gährung" sich bisweilen auf die totale von der Hefe zerlegte Stoffmenge, bisweilen auch, was nach unserem Dafürhalten das allein Richtige ist, auf den in Alkohol und Kohlensäure gespaltenen Zucker.

In Bezug auf Sauerstoffzutritt schien es uns, dass die Bedeutung einer sehr starken Durchleitung dieser Gase noch keineswegs untersucht war.

Unsere eigene Versuche bezweckten, unter Berücksichtigung der erwähnten, älteren Versuchen anklebenden Mängel, der Lösung des interessanten Problems einen Schritt näher zu kommen.

Unsere Versuche fanden statt im Winter 1891/92 und in derselben Saison von 1892/93.

Der Plan war eine bekannte Hefemenge in einer Gährflüssigkeit von bekannter Zusammensetzung gähren zu lassen, und zwar ohne oder unter sehr starker Durchleitung von Luft oder eines noch sauerstoffreicheren Gases, und dann nachher die stattgefundenen Umsetzungen zu studiren. Im ersten Jahre wurden nur bei den Luftkulturen sämmtliche Hauptfactoren: Zuckerverbrauch, Hefevermehrung, Alkohol- und Kohlensäurebildung bestimmt, indem bei den Control-Gährungen die Kohlensäurebestimmungen fortgelassen wurden. Im zweiten Jahre wurden dieselben jedoch auch bei den Controlgährungen ausgeführt.

Die Gährungen fanden statt in konischen, oben erweiterten Gefässen. Bei den Luftkulturen ist es unbedingt nothwendig, dass sich über der Flüssigkeit noch ein geräumiger, nicht gefüllter Theil des Gefässes befindet, sonst steigt die Flüssigkeit bei starker Luftdurchleitung über. Nichtsdestoweniger hätten nicht alle Hefesorten verwendet werden können. Es giebt welche, die so stark schäumen, dass die Flüssigkeit dennoch übergestiegen sein würde. Die verwendete Hefe war Presshefe bester Qualität, bereitet unter Aufsicht von Dr. M. W. Beyerinck, Bakteriologe an der Hefe- und Spiritusfabrik in Delft, und durch dessen freundliche Vermittelung von der genannten Fabrik erhalten.

Die Gährflüssigkeit war gewöhnlich eine $\pm$ 6 procentige Dextroselösung. Es wurde auch wohl eine Zuckerlösung mit Nährsalzen gebraucht. Weil jedoch die einfache Zuckerlösung bei der kurzen Dauer der Versuche wesentlich dieselben Resultate ergab, wurde die erstere bevorzugt.

Die verwendete Hefe hatte immer ein Frischgewicht von 10 g. Nachdem dieselbe in das Gährgefäss übergeführt war, wurde dieses mit einem Kautschuckstöpsel verschlossen und tüchtig geschüttelt, um die Hefe in die Flüssigkeit gleichmässig zu vertheilen. Dann wurde der Stöpsel mit 10 cM^3 destillirtem Wasser abgespült und das Gährungsgefäss mit den Absorptions-Apparaten verbunden. Wenn nicht Gas in starkem Strome durchgeleitet wird, ist es nicht schwer, Alkohol und Kohlensäure zurückzuhalten. Ist dies jedoch wohl der Fall, dann ändert sich die Sache. Es muss dann die aus der Kultur tretende Luft mit den Absorptions-Gefässen in längerer Berührung sein, sonst wird nicht aller Alkohol und Kohlensäure festgehalten. Die hieraus erfolgende grössere Reibung erschwert jedoch wieder die Durchführung der Luft. Nach mehreren miss-

lungenen Versuchen wurde eine Methode gefunden, die allmählich befriedigende Resultate ergab, die jedoch, wie wir sehen werden, in den Versuchen von 1892/93 durch eine bessere ersetzt wurde.

Wenn Luft durchgeleitet wurde, dann geschah dies mittelst zwei Gassäcken, die so miteinander, mit dem Gährgefäss und mit einem Gebläse verbunden waren, dass, während aus dem einen die Luft durch den Apparat gepresst wurde, die andere wieder aufgefüllt werden konnte. Die Luft wurde, bevor sie in die Säcke kam, durch eine dicke Wattenschicht staubfrei gemacht, und bei Austritt aus denselben zunächst kohlensäurefrei gemacht und dann durch eine Barytlösung getrieben, zum Beweise, dass die Kohlensäure wirklich beseitigt war. Sie kam dann in das Gährgefäss, wurde bis in die untersten Flüssigkeitsschichten geleitet, durchsetzte die Kultur und ging dann in die Absorptions-Gefässe über. Zunächst kam sie in einen grossen Kühlapparat zum Zurückhalten der ersten Alkoholmenge, und dann in die Absorptions-Röhren. Diese bestehen zunächst aus vier U-Röhrchen mit Schwefelsäure, die mit sehr fein eingeschliffenen Glashähnen geschlossen sind.

Wegen des schnellen Luftstromes kann nur so viel Schwefelsäure hineingethan werden, dass in den beiden Schenkeln directe Communication gerade aufgehoben ist. Zur besseren Absorption befinden sich in den Röhrchen Porzellankügelchen, wie dieselben zum Reinigen von Glasgefässen gebraucht werden. Das Gasvolum, welches durch eine Kultur geleitet wird, beträgt ca. 1 l per Minute.

Im ersten Jahre werden immer zwei Kulturen zugleich angestellt: eine unter Luftdurchleitung (gewöhnlich als „Luftkultur“ angedeutet), die andere, ohne dass dies stattfand (die „Controle“). Die Versuche dauerten ungefähr drei Stunden.

Für die Luftkulturen wurden das verbrauchte Zucker-Quantum und die gebildeten Hefe-, Alkohol- und Kohlensäuremengen bestimmt. Weil von der verwendeten Hefe gleichfalls der darin vorhandene Alkohol bestimmt wurde (Zucker war nicht mehr darin), war also bekannt, wieviel Zucker durch eine bestimmte Hefemenge zerlegt wurde und wieviel Kohlensäure und Alkohol dabei entstand.

Für die Controle-Kulturen wurden im ersten Jahre nur der Zuckerverbrauch und die gebildeten Alkohol- und Hefenmengen bestimmt. Später fand auch bei diesen aus näher zu erörternden Gründen die Kohlensäure-Bestimmung statt.

Bevor wir die Resultate mittheilen, werden wir noch die gebrauchten quantitativen Bestimmungs-Methoden beschreiben.

Näheres über die gebrauchten analytischen Methoden.

a) Alkohol-Bestimmung.

Dieselbe geschah nach der werthvollen Methode R. Bourcart's[1]) auf folgende Weise:

Die alkoholhaltige Kulturflüssigkeit und der Inhalt der Schwefelsäure-Röhrchen werden gesondert destillirt; der letztere unter Hinzufügung von Kali.

Die überdestillirte Flüssigkeit wird auf 500 cM^3 verdünnt. Je 50 cM^3 werden dann in Medizinfläschchen von 150 cM^3 gethan, unter Beigabe von 10 cM^3 einer 25 procentigen Schwefelsäurelösung und 50 cM^3 einer Lösung von 11,796 g Kaliumbichromat per Liter. Die Flaschen werden mit einer Kautschuckplatte durch eine Schraube fest verschlossen und dann 3 Stunden lang im Wasserbade erhitzt. Anfangs explodirten öfters Flaschen. Als Bechergläser zum Schutz vor Luftströmungen darüber gesetzt waren, geschah es weniger, merkwürdigerweise fast gar nicht mehr, als die Bechergläser durch einen Zinkcylinder ersetzt wurden.

Nachdem der Inhalt abgekühlt ist, wird er in ein Becherglas gespült und auf ungefähr 700 cM^3 verdünnt. Es werden dann 10 cM^3 einer 10 procentigen Jodkaliumlösung hinzugefügt und das abgeschiedene Jodum mittelst Natriumhyposulfit titrirt, mit Amylum als Indicator.

Bei dieser Methode wird also der Alkohol zu Essigsäure oxydirt. Weil bekannt ist, wieviel Kaliumbichromat zur Bildung einer bestimmten Essigsäuremenge nothwendig ist, ist die vorhanden gewesene Alkoholmenge bekannt, wenn bestimmt wird, wieviel Kaliumbichromat noch übrig ist. Dies geschieht dadurch, dass das in Ueberschuss zugefügte Jodkalium mit der Schwefelsäure Jodwasserstoff giebt, während dieses mit dem restirenden Kaliumbichromat und Schwefelsäure Wasser und Jodum giebt. Ist also die Menge

---

1) Bull. de la soc. and de Mulhouse, 1889, S. 558—561. Ausgeführt nach dem Referat in Zeitschr. f. Anal. Chem., XXIX (1890), S. 608.

dieses Elementes titrirt, dann resultirt daraus das Quantum des ursprünglich vorhandenen Alkohols.

Die reine Hyposulfitlösung zersetzt sich bekanntlich leicht und wurde deshalb nach der Topf'schen Methode mit etwas Kalium-Carbonat haltbarer gemacht. Sie wurde so hergestellt, dass 100 c M^3 derselben das Jod zersetzen, welches durch 50 cM^3 der verwendeten Kaliumbichromatlösung aus Jodkalium abgeschieden wird. Werden nun beim Titriren n c M^3 verbraucht, dann sind $50 - \frac{n}{2}$ c M^3 der Kaliumbichromatlösung zur Oxydation des Alkohols verwendet, woraus sich leicht die Alkoholmenge berechnen lässt.

Die Methode arbeitet sehr genau. Immer wurden von derselben Gährung zwei Bestimmungen ausgeführt, die nur als in genügendem Maasse übereinstimmend betrachtet wurden, wenn sie um weniger als 0,2 c M^3 Hyposulfitlösung differirten, welchem Hyposulfitquantum eine Alkoholmenge von 5 mg entspricht in der ganzen Gährungsflüssigkeit. Gewöhnlich jedoch betrug die Differenz der beiden Bestimmungen weniger als 0.1 c M^3 Hyposulfit. Man hat jedoch darauf zu achten, dass, wenn beim Titriren die blaugrüne Farbe des Chromalauns aufgetreten ist, man nach etwa einer halben Stunde nochmals sieht, ob nicht die Flüssigkeit wieder blau geworden ist, denn die letzten Jodspuren scheinen nur schwierig sich abzuscheiden.

b) Hefevermehrung.

In der Gährflüssigkeit muss weiterhin der Zuckergehalt und die Hefemenge bestimmt werden. Dies geschah durch Trockengewichtsbestimmung der in der Gährflüssigkeit vorhandenen Hefe und durch Vergleich mit dem Trockengewicht des hinzugefügten Hefequantums.

Hierzu wird die Gährflüssigkeit, nachdem der Alkohol abdestillirt wurde, in einen Literkolben gebracht und soviel Wasser hinzugefügt, dass derselbe ungefähr zu $^3/_4$ gefüllt ist. Dann wird 40 c M^3 der Kupfersulfatlösung, wie dieselbe zur Bereitung des Fehling'schen Gemisches gebraucht wird, zugefügt, geschüttelt und nach etwa einer halben Stunde 20 c M^3 einer 2-procentigen Kalilösung hinzugefügt. Das Kali zersetzt nicht alles Kupfersulfat. Wäre dies der Fall, dann würden Eiweissstoffe gelöst werden. Das gebildete Kupferhydroxyd reisst die Hefe mit. Wenn das Precipitat

sich abgesetzt hat, wird die überstehende Flüssigkeit abgehebelt und filtrirt durch ein vorher bei 120° C. bis zu constantem Gewicht getrocknetes Filter. Dann wird der Niederschlag auf das Filtrum gebracht und mit kaltem Wasser gewaschen, bis die Flüssigkeit keine Schwefelsäure mehr enthält. Das Filtrum wird wieder bei 120° bis zu constantem Gewicht getrocknet, wozu ca. 10 Stunden erforderlich sind. Alsdann ist bekannt das Gewicht der trockenen Hefe und des Kupferoxyds. Um auch die Menge der trockenen Hefe allein zu kennen, wird das Filtrum mit seinem Inhalt in der Porzellanschale verbrannt; Platin ist hierbei nicht zu gebrauchen, weil es angegriffen wird. Nachdem die Kohle verbrannt ist, glühe man noch stark auf dem Gebläse, um alles durch Reduction entstandene Kupfer wieder zu oxydiren. Am Ende ergiebt sich das Trockengewicht der in der Nährflüssigkeit vorhandenen Hefe. Die Resultate waren bis auf 1—2 mg genau. Zur Berechnung der Hefevermehrung wurde von der verwendeten Hefe in ähnlicher Weise das einem gewissen Frisch-Gewicht entsprechende Trockengewicht bestimmt.

c) Zuckerbestimmung.

In der Gährflüssigkeit, wovon der Alkohol abdestillirt und die Hefe abfiltrirt ist, wird der restirende Zucker bestimmt. Dies geschah nach Allihn. Wegen der allgemeinen Bekanntheit dieser Methode kann darüber Näheres unterbleiben. Zur Berechnung werden die Tabellen von Ernst Wein gebraucht (Stuttgart, Max Woog, 1888).

d) Kohlensäurebestimmung.

Die Kohlensäure wurde aufgefangen in einer Kalilösung von ca. 35%. Nach dem Versuch wird die Absorptionsflüssigkeit verdünnt und nachher zwei Portionen untersucht, eine zur Bestimmung der ganzen Kalimenge, die andere zur Bestimmung des nicht an Kohlensäure gebundenen Kaliums. Aus der Differenz ergiebt sich dann die gebildete Kohlensäure.

Die erste Bestimmung wird ausgeführt durch Titriren mit Schwefelsäure. Die andere, indem mit Bariumchlorid das gebildete

kohlensaure Kalium zerlegt wird in Bariumcarbonat und Kaliumchlorid, und nachher in der klaren Flüssigkeit wiederum das Alkali bestimmt wird.

Etwas von der gefundenen Kohlensäure war vor dem Versuche schon in dem Kali vorhanden. Der Kohlensäuregehalt der Kalilösung wurde darum mittelst derselben Methode auch vor dem Versuch bestimmt.

Beispiel der Berechnung der Resultate.

Als Beispiel der Berechnung der Haupt-Resultate nehmen wir das erste Versuchspaar.

Luftkultur.

Ursprünglich in der Gährflüssigkeit vorhandener Zucker	2.700 g
Nach dem Versuche gefundener Zucker	0.625 g
Verbrauchter Zucker	2.075 g
Gefundener Alkohol	0.991 g
Mit der Hefe eingebrachter Alkohol	0.113 g
Bei der Gährung gebildeter Alkohol	0.878 g

Wenn dieser Alkohol nach der gewöhnlichen Gleichung $C_6 H_{12} O_6 = 2 C_2 H_5 OH + 2 CO_2$ gebildet ist, muss dabei 1.718 g = 82.8% des total zersetzten Zuckers verbraucht sein. Nach derselben Gleichung berechnet sich die in Folge der Gährung gebildete Kohlensäuremenge auf 0.839 g. In den Absorptionsröhren wurde aufgefangen 1.300 g CO_2. Nach speciellen Bestimmungen ist in der Kulturflüssigkeit, wenn Luft durchgeleitet wird, 30 mg Kohlensäure vorhanden. Zusammen wurde also 1.330 g Kohlensäure entwickelt, und 1.330 − 0.839 = 0.491 ist nicht durch Gährung entstanden. Wenn diese Kohlensäuremenge, wie am wahrscheinlichsten ist, durch Verbrennung mittelst des hindurch geführten Oxygeniums entstand (bei einem der gewöhnlichen Athmung entsprechenden Process also) würde 0.335 g Zucker dadurch zerlegt sein, was 16.1% der total verbrauchten Zuckermenge entspricht.

Das Trockengewicht von 10 g der verwendeten Hefe betrug . . . . 2.280 g
Das Trockengewicht der beim Versuch verwendeten Hefe war am Ende des Experiments . . . . 2.340 g
die Trockengewichtszunahme also . . . . 0.060 g
= 3% des zerlegten Zuckers.

Die Summe der gefundenen Verbrauchsprocente des Zuckers für Gährung, Athmung und Hefevermehrung ist 101.9, also 1.9% zu viel.

Später werden wir die auf diese Weise erhaltenen Resultate zu deuten versuchen.

Controlegährung.

Ursprünglich vorhandener Zucker . . . . 2.700 g
Nach dem Versuch gefundener Zucker . . . . . . 0.275 g
Verbrauchter Zucker . . . . 2.425 g

Gefundener Alkohol . . . . 1.246 g
Mit der Hefe eingebrachter Alkohol . . . . 0.113 g
Bei der Gährung entstandener Alkohol . . . . . . 1.133 g
was 91.4% des verbrauchten Zuckers entspricht.

Trockengewicht von 10 g Hefe vor dem Versuch . . 2.280 g
" " der Hefe nach der Gährung . . 2.320 g
Trockengewichtsvermehrung der Hefe . . . . 0.040 g
= 1.7% des verbrauchten Zuckers.

Die Verbrauchsprocente geben zusammen 92.7%, was also viel zu wenig ist. In den ersten Versuchen war dies immer der Fall. Wie wir sehen werden, wurde der Fehler, der dieses Deficit verursachte, später gefunden und umgangen.

Die gefundenen Zahlenwerthe findet man zusammengestellt in Tabelle I (s. S. 560 u. 561).

In den Spalten 11, 12 und 13 ist in derselben für die Luftkulturen weiterhin der Quotient zwischen der durch Gährung, durch vollständige Oxydation, und durch beide zugleich, und zwischen dem im Mittel vorhandenen Hefetrockengewicht angegeben, welcher Werth

also einigermassen die Wirksamkeit der Hefe während der Versuchsdauer in Bezug auf Zuckerverbrauch für die erwähnten Spaltungen vorstellen kann. Für die Controlen konnten diese Werthe wegen des soeben erwähnten Versuchsfehlers nicht ohne Weiteres berechnet werden; wie wir jedoch bald sehen werden, sind auch für dieselben verwendbare Werthe (in Spalte 14 und 15 vorhanden) zu gewinnen.

In Spalte 16 ist auf Grund der in Spalte 4 und 5 vorhandenen Daten angegeben, wie viel Zucker die verwendete Hefe für eine Hefevermehrung 1 verbrauchen würde.

In Spalte 17 befinden sich die Summen der in Spalte 6, 8, und für die Luftkulturen auch in 10 vorhandenen Werthe.

Für die Kulturen in Nährflüssigkeit wird die Trockengewichtszunahme nicht bloss die Folge von Zuckerverbrauch sein. Weil aber auf Grund bekannter Hefeanalysen ein sehr starkes Ueberwiegen der Zuckeraufnahme zu erwarten war[1]), wurde vorläufig die Hefe-Trockengewichtszunahme als nur die Folge von Zuckeraufnahme betrachtet. Die numerischen Resultate werden des Näheren darthun, in wie weit dieses Verfahren berechtigt war.

Discussion der numerischen Resultate für die Luftkulturen.

Betrachten wir nun zuerst die Zahlen für die Luftkulturen näher. Es ergiebt sich dann zunächst Folgendes:

1. Die Resultate sind beim Gebrauch der Nährlösung von ähnlicher Natur, als wenn bloss Zuckerlösung gebraucht wurde. Wegen der kurzen Dauer der Versuche war auch wohl zu erwarten, dass die Hefe an nicht organischen Substanzen genügend Reservematerial hatte, um auch in der reinen Zuckerlösung ausgiebige Trockengewichtszunahme zu ermöglichen.

Wegen dieser Uebereinstimmung konnten also auch diejenigen Fälle, wo nur Zuckerlösung vorhanden war, in Bezug auf die Zuckerzersetzung als normal betrachtet werden.

2. Abweichungen von 100 der Zahlen in Spalte 15 konnten durch zwei Sachen verursacht werden. a) durch Versuchsfehler,

1) Nach Schlossberger's Analysen enthält die Hefe nach Abzug von 2.5 % Asche 9.8 — 12.1 % Stickstoff.

Tabelle

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Datum des Versuches	Ob Luftkultur oder Controle	Gähr-flüssigkeit	Verbrauchte Zuckermenge	Trockengewichtszunahme der Hefe		Der gebildete Alkohol entspricht einem Zuckerverbrauch von:		Die gebildete Kohlensäure minus die Kohlensäuremenge, welche in Begleitung des gefundenen Alkohols nach der gewöhnlichen Gährungsgleichung gebildet sein muss, entspricht, falls sie durch Oxydation von Zucker entstand, einem Zuckerverbrauch von:	
			g	g	Procente des totalen Zuckerverbrauchs	g	Procente des totalen Zuckerverbrauchs	g	Procente des gebrauchten Zuckers
13. Jan.	Luftkultur	Zuckerlösung	2.075	0.060	3.0	1.705	82.2	0.335	16.1
„ „	Controle	„	2.425	0.040	1.7	2.216	91.4	—	—
27. „	Luftkultur	„	2.432	0.220	9.0	1.565	64.4	0.639	26.2
„ „	Controle	„	2.302	0.180	7.8	2.108	91.6	—	—
3. Febr.	Luftkultur	„	2.510	0.292	11.7	1.727	68.8	0.510	20.3
„ „	Controle	„	2.406	0.295	12.3	2.080	86.4	—	—
10. „	Luftkultur	„	2.088	0.177	8.5	1.342	64.3	0.568	28.2
„ „	Controle	„	1.868	0.125	6.7	1.634	87.5	—	—
2. März	Luftkultur	„	1.941	0.112	5.7	1.345	69.3	0.456	23.5
„ „	Controle	„	1.919	0.086	4.5	1.695	88.4	—	—
30. „	Luftkultur	Nährflüssigkeit	2.172	0.120	5.5	1.481	68.2	0.554	25.5
„ „	Controle	„	1.978	0.108	5.5	1.677	84.8	—	—
6. April	Luftkultur	„	2.488	0.203	8.2	1.855	74.6	0.456	18.3
„ „	Controle	„	2.213	0.191	8.6	1.892	85.8	—	—
28. „	Luftkultur	Zuckerlösung	1.980	0.276	13.9	1.400	70.7	0.300	15.1
4. Mai	Luftkultur	„	1.810	0.100	5.5	1.348	74.5	0.441	24.4
„ „	Controle	„	1.800	0.177	9.8	1.547	85.9	—	—

b) dadurch, dass der Zuckerverbrauch nicht derart stattfand, wie vorausgesetzt wurde.

In Bezug auf diese Abweichungen ergiebt sich nun: α) dass sie nur in einem, wohl als fehlerhaft zu bezeichnenden Falle, mehr als 1—2 % betragen;

β) dass die Anzahl der Fälle, worin die Summe der Procente mehr als 100 beträgt, soweit die unpaare Zahl der Versuche es gestattet, ebenso gross ist wie diejenige, wobei diese Summe 100 nicht erreicht;

I.

11	12	13	14	15	16	17
Zuckermenge, welche während der Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengewicht 1 durch Gährung zerlegt sein würde, berechnet nach dem Verhältniss zwischen der in Spalte 7 gegebenen Zuckermenge und dem im Mittel vorhandenen Hefegewicht	Zuckermenge, welche während der Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengewicht 1 durch Oxydation zerlegt sein würde, berechnet nach dem Verhältniss zwischen der in Spalte 9 gegebenen Zuckermenge und dem i. Mittel vorhandenen Hefegewicht	Zuckermenge, welche während der Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengewicht 1 durch Gährung und Oxydation zusammen zerlegt sein würde, berechnet durch Summirung der in Spalte 11 und 12 vorhandenen Werthe	Die Zuckermenge, welche während d. Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengew. 1 durch Gährung u. Oxydation zusammen zerlegt sein würde, kann a. Grund des totalen Zuckerverbrauchs u. d. Trockengewichtszunahme nicht mehr gewesen sein als	Zuckermenge, welche in der Controle während der Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengewicht 1 durch Gährung allein zerlegt würde, kann nicht weniger gewesen sein als	Zuckermenge zerlegt pro Einheit Trockengewichts-Vermehrung	Summe der Procentwerthe der Spalten 6, 8 und 10 der Luftkulturen, der Spalten 6 und 8 der Controlen.
g	g	g	g	g	g	g
0.74	0.14	0.88	—	—	34.6	101.3
—	—	—	1.03	0.96	60.6	92.1
0.63	0.26	0.89	—	—	11.05	99.6
—	—	—	0.86	0.86	12.8	99.4
0.66	0.19	0.85	—	—	8.6	100.8
—	—	—	0.80	0.79	8.2	98.7
0.54	0.23	0.77	—	—	11.8	101.0
—	—	—	0.70	0.66	14.9	93.5
0.55	0.19	0.74	—	—	17.3	98.5
—	—	—	0.76	0.71	22.3	92.9
0.61	0.23	0.84	—	—	18.1	99.2
—	—	—	0.77	0.69	18.3	90.3
0.76	0.19	0.95	—	—	12.2	101.1
—	—	—	0.84	0.78	11.6	94.4
0.66	0.14	0.80	—	—	7.1	99.7
0.60	0.20	0.80	—	—	18.1	104.4
—	—	—	0.71	0.60	10.2	95.7

γ) dass der Mittelwerth sämmtlicher Procentsummen für die Luftkultur 100.7 beträgt, und wenn der einzige stark abweichende Fall fortgelassen wird 100.2.

Wegen der geringen Abweichung dieser Werthe von 100 ist also sehr wahrscheinlich, dass nur wenig des verbrauchten Zuckers in anderer Weise als vorausgesetzt wurde, zerlegt ist.

Man würde vielleicht dieses Resultat in Bezug auf die Beziehung zwischen Hefevermehrung und Zuckerverbrauch nicht erwartet haben.

In zweifacher Hinsicht nämlich liegen Daten vor, die sich hiermit nicht sofort vereinigen lassen.

Die erste dieser Schwierigkeiten besteht darin, dass Pasteur bei sämmtlichen von ihm untersuchten Gährungen Glycerin und Bernsteinsäure gebildet fand, zwar in sehr wechselnden Mengen, aber doch öfters in nicht unbedeutenden Quantitäten. Wenn diese Stoffe auch in unseren Gährungen aufgetreten wären, wären sie der Bestimmung entgangen. Wenn also ihre Menge nicht sehr gering war, könnten schon hierdurch die Procentsummen in Spalte 17 nicht annähernd 100 sein. Bei der Bildung von Glycerin und Bernsteinsäure müsste zwar auch etwas Kohlensäure gebildet sein, welche aufgefangen wurde, und zwar auf 1440 zur Bildung der genannten Substanzen verbrauchten Zucker 176 Kohlensäure[1]). Weil sämmtliches CO_2, das nicht durch Gährung entstand, als durch Oxydation gebildet betrachtet wurde, würde 176 in Begleitung von Glycerin und Bernsteinsäure aufgetretenes CO_2 als aus 120 g statt aus 1440 Zucker entstanden betrachtet sein.

Es ist aber schon von vornherein die Frage, ob auch bei unseren Gährungen von so kurzer Dauer einigermassen bedeutende Mengen Glycerin und Bernsteinsäure gebildet wurden. In den Pasteur'schen Versuchen galt es Gährungen von langer Dauer, öfters auch solche, bei welchen schliesslich aller Zucker verbraucht war. Es tritt[2]) nun in solchen Culturen relativ mehr der genannten Substanzen auf, je nachdem die Gährungen länger dauerten oder die Hefe mehr erschöpft war. In Anbetracht dieser Thatsachen ist es schon klar, dass der Grund der geringen Abweichung von 100 der Werthe in Spalte 17 in Bezug auf Glycerin- und Bernsteinsäurebildung dadurch verursacht wird, dass nur sehr wenig dieser Substanzen entstand, was bei einer directen Prüfung auch völlig bestätigt wurde; so wurde nämlich in einem darauf untersuchten Falle nicht mehr als nahezu 0.05 % Glycerin und 0.015 % Bernsteinsäure gefunden, und es ist hierbei noch fraglich, in wie weit diese geringen Quantitäten während der Gährung entstanden sind oder schon in der eingeführten Hefe vorhanden waren.

Aber ist unsere vorläufige Annahme, dass die Trockengewichtsvermehrung einem nahezu gleichen Gewicht verbrauchten Zucker ent-

---

1) Garnier, Ferments et fermentations, S. 103.

2) l. c., S. 103.

spricht, nicht mit demjenigen, was über die Zusammensetzung der Hefe bekannt ist, in Widerspruch?

Nach Schlossberger's, Mitscherlich's, Mulder's und Wagner's Untersuchungen enthält die Hefesubstanz ca. 44—51 % C, 6—7 % H, 31—36 % O[1]), was ungefähr einer empirischen Formel C_2H_3O entspricht. Wenn also 3 (C_2H_3O) Trockensubstanz an C, H und O aufgenommen wird, muss, falls dieser Stoff durch Traubenzucker geliefert wurde $C_6H_{12}O_6 - C_6H_9O_3 = H_3O_3$ in irgend einer Form ausgeschieden werden. Die zur Trockengewichtsvermehrung an C, H und O verbrauchte Zuckermenge wird also reichlich $^1/_3$ mehr betragen müssen als die Trockengewichtszunahme selber. Auch hierdurch könnte man erwarten, dass die Zahlen in Spalte 17 nicht nahezu 100 betragen würden, sondern gewöhnlich 3 % weniger.

Ich glaube jedoch nicht, dass der erwähnte Widerspruch unlöslich ist. Es ist nämlich sehr wohl möglich, dass der zur Vermehrung des Trockengewichts aufgenommene Zucker nicht sofort diejenigen Zersetzungen erfährt, welche ein Verlust von nahezu 3 % Substanz zur Folge hat. Es kann ja sehr wohl eine Zuckermenge dem Zellkörper so einverleibt sein, dass sie bei den Trockengewichtsbestimmungen nicht mehr hinausgestrieben wird (also nicht einfach in den Vacuolen gelöst), ohne dass dieselbe aber bei der kurzen Dauer unserer Versuche noch die tiefer gehenden Zersetzungen erfahren hat, welche sie ganz „assimilirt" sein lassen.

Es ist dies Alles nicht ohne Gewicht für die weitere Deutung der Resultate, denn hierdurch gewinnt wiederum die Annahme, dass die Alkoholbildung nach der gewöhnlichen Formel: $C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_5OH + 2\,CO_2$ stattfand, an Wahrscheinlichkeit. Man könnte es vielleicht für überflüssig halten, dies besonders zu betonen, doch scheint uns dies wohl der Fall, denn es ist uns nicht bekannt, dass die Alkoholgährung unter so starker Luftdurchleitung, als wir verwendeten, genauer studirt worden ist, und die verwendete Methode zur Bestimmung des Alkohols gilt auch nur dann, wenn kein anderer oxydirbarer Körper anwesend ist.

Dies Alles führt zum Ergebniss, dass die Annahmen, worunter die Tabelle zusammengestellt wurde, berechtigt sind, und wir können somit als Haupt-Resultat hinstellen:

1) Adolf Mayer, Lehrbuch der Gährungschemie, S. 11.

In den Luftkulturen wurde eine nicht unbeträchtliche Menge Zucker verbrannt (im Mittel 21.6%). Die Alkoholbildung wurde hierdurch aber durchaus nicht aufgehoben. Gewöhnliche Athmung konnte unter diesen Umständen die Gährung also durchaus nicht ganz ersetzen.

In welcher Weise diese 21.6% oxydirt worden sind, lässt sich natürlich nicht näher sagen.

Um zu untersuchen, ob es möglich wäre, dass erst Alkohol daraus gebildet, und dieser weiter verbrannt wurde, haben wir zwei Versuche angestellt, wobei die Hefe statt in vollständiger Nährflüssigkeit oder in Zuckerlösung, in $\pm 1^1/_2$ und 2% Alkohollösung vorhanden war.

Beim ersten Versuche verschwand 14.9% Alkohol, und zwar in der gewöhnlichen Zeit. Dieser Alkoholmenge entspricht bei gewöhnlicher Verbrennung eine Kohlensäuremenge von 0.242 g. Die Analyse ergab 0.255 g. Die Hefe hat mit 0.024 g an Trockengewicht zugenommen. Die gefundene Kohlensäuremenge ist zwar etwas zu gross, aber dass der Alkokol theilweise oxydirt wurde, unterliegt doch wohl keinem Zweifel.

Beim zweiten Versuche verschwand 38.4% Alkohol. Dass die gebrauchte Hefe diesmal starke Zersetzungen verursachte, ging auch aus dem Controleversuch in gewöhnlicher Zuckerlösung hervor, denn die darin befindliche Hefe nahm mit 14.6% an Trockengewicht zu. Der verschwundene Alkohol entspricht einem Kohlensäurequantum von 0.390 g. Es wurde 0.383 g analytisch bestimmt, es war aber beim Versuch durch ein für einen Augenblick entstandenes kleines Leck etwas Gas entwichen. Die Hefe hatte jetzt 0.021 g an Gewicht verloren.

Discussion der numerischen Resultate für die Controlegährungen und Vergleichung mit jenen der Luftkulturen.

Hier fällt zunächst die früher schon erwähnte Thatsache auf, dass die Procentsummen in Spalte 17 um mehrere Einheiten gegen 100 zurückbleiben.

Die Ursache war, wie später deutlich wurde, der Gebrauch zu langer Kautschuckverbindungen. Als dieser Fehler im folgenden Jahre corrigirt wurde, verschwand auch der erwähnte Verlust.

Unter Berücksichtigung dieser Sache lässt sich demnach Folgendes aus der Tabelle herleiten:

1. Wenn wir die offenbar fehlerhafte Luftkultur vom 4. Mai fortlassen, wurde nur mit einer Ausnahme in der Luftkultur im Total mehr Zucker zerlegt als in der Controle.

2. Mit nur einer Ausnahme wurde in der Controle weniger Trockensubstanz aufgenommen. Die stärkere Vermehrung des Trockengewichts bei der Luftkultur ist jedoch der stärkeren Zuckerzersetzung in derselben nicht proportional. Im Verhältniss zur grösseren Trockengewichtszunahme wird bei der Luftkultur etwas weniger Zucker verbraucht. Wenn wir nämlich den gewiss fehlerhaften Fall vom 4. Mai ausnehmen, ist in fünf von den sieben Fällen bei der Controlegährung mehr Zucker per Einheit Trockensubstanzvermehrung verbraucht (Spalte 16) und im Mittel berechnet für die Luftkultur 15.4, für die Controlegährung 19.8.

Vielleicht wird dieser Unterschied dadurch verursacht, dass in den Luftkulturen eine beträchtliche Zuckermenge ganz oxydirt wurde, so dass mit derselben Quantität zersetzten Zuckers mehr Energie disponibel wird, später werden wir jedoch noch eine andere mögliche Ursache erwähnen. Dieses Resultat ist in Uebereinstimmung mit den Pasteur'schen Ansichten. In unseren Versuchen war jedoch der Unterschied in den beiden Serien relativ gering, was wohl damit zusammenhängt, dass sie sich nur auf den Anfang der Gährung beziehen.

3. Obgleich an Alkohol in den Controleversuchen verloren ging, so können dennoch die gefundenen Alkoholquanten als Minimummengen verwerthet werden. Aus der Betrachtung von Spalte 7 ergiebt sich dann sofort, wie viel mehr Alkohol hier als in den Luftkulturen entstand, und zwar obgleich in diesen lezteren im Mittel mehr Hefe vorhanden war.

In Spalte 15 wurde die entstandene Alkoholmenge auch für die Controlen auf die im Mittel vorhandenen Hefequanten bezogen. Es ergiebt sich hieraus durch Vergleich mit Spalte 11 des Näheren, dass das Vermögen der Zellen Alkohol und Kohlensäure zu bilden, dasjenige also, was unserer Meinung nach allein ihre Gährkraft bestimmt, in den Controlen bedeutend grösser war. Dass in den Luftkulturen bei soviel stärkerer Vermehrung dennoch während der Versuchsdauer weniger Alkohol per Hefeeinheit gebildet wurde,

könnte wieder davon die Folge sein (vgl. oben), dass in den Luftkulturen durch Oxydation gebildete Energie vicariirend auftrat für das geringere Energiequantum, welches bei der Alkoholbildung entstand. Wie schon erwähnt, werden wir aber später noch eine andere mögliche Erklärungsweise kennen lernen.

Auch lässt sich noch die Maximum-Zuckermenge, welche möglicherweise durch Gährung und totale Verbrennung zusammen durch die Hefe zerlegt wurde, berechnen, indem man von der total verbrauchten Zuckermenge die Trockengewichtszunahme deducirt. Hieraus berechnen sich dann die Werthe der Spalte 14. In den Spalten 11, 12 und 13 befinden sich, wie schon erwähnt, die entsprechenden Werthe für die Luftkulturen, und zwar in Spalte 11 die Werthe für Gährung allein, in Spalte 12 für Oxydation, in Spalte 13 für Gährung und Oxydation zusammen. Mit nur einer Ausnahme sind die Werthe in Spalte 13 grösser. Berechnet man dergleichen Zahlen, ohne von den verbrauchten Zuckermengen die der Trockengewichtsvermehrung entsprechenden Werthe zu deduciren, dann kommt ganz Aehnliches heraus; auch dann sind die Zahlen für die Luftkulturen grösser. Für dasselbe Hefegewicht berechnet, ist also während der Versuchsdauer in den Luftkulturen mehr Zucker zerlegt worden, als in den Controlen, und zwar im Ganzen und durch Gährung und Oxydation zusammen. Der Unterschied war jedoch gering.

Bevor wir das Endresultat für die Versuche des ersten Jahres hinstellen, mag eine Eigenthümlichkeit aus beiden Serien noch Beachtung finden, nämlich dass in verschiedenen Spalten, besonders aber in denjenigen, welche auf Trockengewichtsvermehrung und Zuckeroxydation Bezug haben, bedeutende Schwankungen vorkommen. Besonders rücksichtlich dieses ungleichen Verhaltens der Hefe war es, wie uns scheint, von Bedeutung, dass wir, wenigstens für die Luftkulturen, die drei Hauptfactoren des Zuckerverbrauchs: Trockensubstanzvermehrung, Gährung und Oxydation bestimmten. Obgleich dann z. B. in den Kulturen vom 27. Januar und vom 28. April für die Zuckeroxydation Werthe gefunden wurden, die nahezu im Verhältniss 2 : 1 zu einander stehen, so müssen sie doch als annähernd richtig betrachtet werden, denn die Summe der Zersetzungsprocente weicht für beide noch nicht $^1/_2$ (0.4 und 0.3) von 100 ab.

Die Resultate resumirend, können wir also sagen:

1. In den Luftkulturen fand eine erhebliche Zuckeroxydation statt;

2. In den Luftkulturen wurde mehr Zucker verbraucht als in den Controlen;

3. die Trockengewichtszunahme war in den Luftkulturen grösser;

4. die zerlegte Zuckermenge, in Beziehung zum im Mittel vorhandenen Hefequantum ist in den Luftkulturen etwas grösser;

5. die zerlegte Zuckermenge, in Beziehung zur stattgefundenen Trockengewichtsvermehrung ist bei den Luftkulturen kleiner;

6. die während der Versuchsdauer in Alkohol und Kohlensäure zerlegte Zuckermenge, bezogen auf das im Mittel vorhandene Hefequantum, ist in den Luftkulturen geringer.

Wenn also dieselben Erscheinungen auch in späteren Entwickelungsperioden der Hefe bestehen blieben, würde gewiss das Durchleiten von Luft der Hefevermehrung förderlich sein; schädlich jedoch würde die Luft werden, wenn es galt, so viel als möglich Alkohol zu erhalten.

In den Fällen, wo in irgend einer Weise zerlegte Zuckermengen mit vorhanden gewesenen Hefequanten in Beziehung gebracht werden, wird natürlich nicht genau gefunden, wie die einzelne Zelle sich verhalten hat, denn, wie schon öfters hervorgehoben, erstens kann das Verhalten verschiedener Zellen verschieden gewesen sein, man findet also nur einen Mittelwerth vom Verhalten der Zellen; zweitens ist die Progression der Hefevermehrung, so dass man nicht weiss, wie lange die einzelnen Zellen thätig gewesen sind. Bei so kurzer Zeitdauer, wie in unseren Versuchen, ist man jedoch von der Art der Progression viel mehr unabhängig, als wenn nach längerer Periode die Gährung untersucht wird. Man muss dabei aber bedenken, dass man unter verschiedenen Umständen die Hefe von derselben Herkunft untersucht. Es könnte sein, dass Hefen, die bei Luftabschluss und unter Luftdurchleitung gebildet sind, sich nicht mehr verhielten, wie die verwendeten Mutterzellen. Bei Versuchen von längerer Dauer könnte also der Unterschied in den beiden Serien sich mehr oder weniger ändern.

Vergleich der Resultate der ersten Serie mit denen Pedersen's und Hansen's.

Es ist hier der Ort, unsere bis dahin erhaltenen Resultate näher zu vergleichen mit den früher schon erwähnten Pedersen's und Hansen's.

Pedersen bestimmte bei Kulturen mit und ohne Luftdurchleitung nebst der Hefevermehrung die Stoffmenge, welche durch die im Mittel vorhandene Hefemenge in flüchtige Verbindungen zerlegt wurde, findet diese in den Luftkulturen geringer und betrachtet deshalb in der letzteren die „Gährkraft" geringer. Weil aber Alkohol und Kohlensäure nicht gesondert bestimmt wurden, ist für die Versuche Pedersen's nicht bekannt, welcher Theil des zersetzten Zuckers durch eigentliche Gährung, und welcher durch Oxydation zerlegt wurde. Die Stärke der Alkoholbildung ergiebt sich also aus Pedersen's Versuchen nicht; der Ausdruck Gährkraft lässt sich auch für dasjenige, was Pedersen bestimmte, wohl schwerlich ohne Weiteres verwenden.

Hansen bestimmte nach Balling's Procenten den totalen durch Hefethätigkeit zerlegten Stoff und gebraucht dafür das Wort Gährung. Mit unseren Resultaten sind diejenigen Hansen's also ebenso wenig genau zu vergleichen. Weil jedoch in den Hansen'schen Kulturen die der Hefe gebotene Luftmenge, derjenigen, welche in den unsrigen durchgeleitet wurde, wohl am nächsten kam, werden wir doch den Vergleich soweit möglich ausführen.

Hansen war bei seinen Versuchen in erster Linie bestrebt, dafür Sorge zu tragen, dass sämmtliche Hefezellen während der Gährung mit Sauerstoff in genügendem Maasse in Berührung waren, was bei früheren Untersuchungen nicht der Fall gewesen sein soll. Er gebrauchte deshalb einen Apparat, bei welchem mittelst einer Uhreinrichtung ca. 18 Liter Luft per Stunde durch die Kultur geblasen wurde. Gleichzeitig fanden immer auch Gährungen ohne Luftdurchleitung statt. In beiden Kulturen wurde mit Intervallen von 12 Stunden das Balling-Procent der Flüssigkeit und mittelst eines Haematimeters bei gewisser Verdünnung die Anzahl der Hefezellen bestimmt. Die Resultate findet man in der Tabelle auf S. 569 zusammengestellt:

Hansen zieht nun folgende Schlüsse:

Zunächst vergleicht er in Tabelle II die Zusammensetzung der nicht gelüfteten Gährungsflüssigkeit am 25. Mai Abends mit derjenigen, welche dem Einfluss der Luft wohl unterworfen war, 24 Stunden früher, und findet, dass nahezu gleichviel Extract vergohren ist (ca. 3%). Zugleich aber ergiebt sich, dass in der letzteren Flüssigkeit viel mehr Zellen vorhanden waren. Zu gleichem Resultat

Tabelle II (Hansen).

Untersuchungszeit	a) Keine Luft durchgeleitet.				b) Luft durchgeleitet.			
	Balling Procent	Vergohren Extract	Zahl der Hefezellen	Verhältniss der Hefezellenzahlen	Balling Procent	Vergohren Extract	Zahl der Hefezellen	Verhältniss der Hefezellenzahlen
23. Mai, 8 Uhr Morgens	10	0	41	1	10	0	41	1
do. 8 Uhr Abends	9.67	0.33	126	3	9.51	0.49	140	3.4
24. Mai, 8 Uhr Morgens	9.18	0.82	179	4.3	8.78	1.22	387	9.4
do. 8 Uhr Abends	8.49	1.51	218	5.3	6.91	3.09	960	23.4
25. Mai, 8 Uhr Morgens	7.68	2.32	375	9.1	4.95	5.05	1274	31
do. 8 Uhr Abends	6.99	3.01	465	11.2	3.99	6.01	1470	35.8

Tabelle III (Hansen).

Untersuchungszeit	a) Keine Luft durchgeleitet.				b) Luft durchgeleitet.			
	Balling Procent	Vergohren Extract	Zahl der Hefezellen	Verhältniss der Hefezellenzahlen	Balling Procent	Vergohren Extract	Zahl der Hefezellen	Verhältniss der Hefezellenzahlen
28. Mai, 8 Uhr Morgens	10	0	55	1	10	0	55	1
do. 8 Uhr Abends	9.34	0.66	135	2.4	9.26	0.74	250	4.5
29. Mai, 8 Uhr Morgens	8.47	1.53	279	5	7.38	2.62	800	14.5
do. 8 Uhr Abends	7.38	2.62	336	6.1	4.73	5.27	1400	25.4
30. Mai, 8 Uhr Morgens	6.40	3.6	405	7.3	4.04	5.96	1498	27.2
do. 8 Uhr Abends	5.58	4.42	495	9	3.98	6.02	1505	27.3

kommt man in Tabelle III, bei Vergleichung der Stadien, wobei in der Flüssigkeit 7.38% Extract vorhanden war. „Diese und andere von mir ausgeführte Versuche", sagt Hansen, „zeigen, dass bei Lüftung eine grössere Anzahl Zellen entsteht, während gleichzeitig die Gährung schneller verläuft, und die Gährkraft[1]) der Hefezellen sich zu vermindern scheint, indem bei Ausführung derselben Gährungsarbeit mehr Zellen auftraten."

Weiterhin bemerkt Hansen, das in beiden Versuchen die stärkste Vermehrung im Anfang stattfand, während die Gährung später am stärksten sei, und zwar bei den ersten Versuchen in der vierten, bei den zweiten in der dritten Periode.

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man zur Ansicht kommen, dass die Versuche Hansen's mit den unsrigen streitig sind. Wir fanden nämlich, dass in den Luftkulturen die mittlere Wirksamkeit der Hefe in Bezug auf totalen Stoffverbrauch gewöhnlich etwas grösser war als in den Controlen, und nach Hansen wäre sie geringer.

Hierzu muss jedoch schon sofort bemerkt werden, dass, was Hansen Gährkraft nennt, noch nicht mit dem, was wir als totale Wirksamkeit bezeichneten, zu vergleichen ist. Hansen zog den Schluss, dass die Gährkraft in den Luftkulturen sich zu vermindern schien, weil zur Ausführung derselben Arbeit mehr Hefezellen thätig waren, ohne also mit der Zeit Rechnung zu tragen.

Bevor wir jedoch daran gehen, die Hansen'schen Versuche und die unsrigen näher von demselben Standpunkt zu betrachten, möchten wir eine Eigenthümlichkeit der Hansen'schen Kulturen im voraus besprechen.

Wie Hansen bemerkt, ist nämlich die Hefevermehrung in der ersten Periode am stärksten. Es ist auch augenfällig, wie stark die Hefevermehrung abnimmt, besonders nach der 2. bis 3. Periode.

Es fragt sich hierdurch, ob die Gährung, wenigstens in späteren Perioden, noch normal verlief. Hansen hebt zwar hervor, dass die stärkste Gährung in der 3. bis 4. Periode stattfand, aber der in dieser Periode gefundene stärkste Stoffumsatz wurde nicht auf die Menge vorhandener Zellen bezogen. Jedenfalls geht auch wiederum

---

1) Hansen gebraucht aber, wir wiederholen es, das Wort Gährkraft in Bezug auf den totalen Stoffverbrauch der Hefe, nicht in Bezug auf die eigentliche Alkoholgährung allein.

hieraus hervor, dass die Hansen'schen Versuche mit den unsrigen schwierig zu vergleichen sind, denn wenn so starke Differenzen in den aufeinander folgenden von Hansen untersuchten Perioden von 12 Stunden auftreten, könnte sehr wohl innerhalb der ersten, zu verschiedenen Zeiten die Gährung schon verschieden gewesen sein.

Wir haben aber versucht, von dem Betragen der Hefe in den Hansen'schen Experimenten uns eine nähere Vorstellung zu bilden, indem wir sie umrechneten in einer Weise, welche der Art, worin wir unsere Resultate darlegten, mehr entspricht. Wir haben nämlich versucht, aus den von Hansen verschafften Daten einigermassen zu berechnen, wie viel Stoff in jeder Periode im Mittel pro Zelle zerlegt wird, wie viel neue Zellen im Mittel von jeder Zelle gebildet wurden, und wie viel Stoff von jeder Zelle zur Bildung einer neuen verbraucht wurde. Es braucht wohl wieder nicht hervorgehoben zu werden, dass dergleichen Werthe aus mehreren Gründen durchaus nicht genau berechnet werden können, wir glauben jedoch noch wohl, dass es möglich ist, sich einigermassen eine Vorstellung von der Thätigkeit der Hefe in den genannten Hinsichten zu bilden.

Als Beispiel unserer Berechnungsweise behandeln wir eine Periode genauer und geben dann die Resultate für das Ganze in tabellarischer Form.

Am 23. Mai Abends waren in der nicht gelüfteten Kultur in einem gewissen Theil derselben 126 Zellen vorhanden; den folgenden Morgen war diese Zahl auf 179, also im Verhältniss 3 : 4.3, gewachsen.

Man konnte also auch sagen, dass in entsprechend kleineren Theilen 3 und 4.3 Zellen vorhanden waren.

Nach arithmetischem Mittel sind dann in diesem Theile der Kultur thätig gewesen $\frac{3+4.3}{2} = 3.65$ Zellen.

Am 24. Abends war vergohren 0.33 Balling %, den 25. Morgens 0.82%; also 0.82—0.33 = 0.49% mehr. Die erwähnten 3.65 Zellen haben davon den sovielten Theil zerlegt, als der Quotient beträgt von der ganzen Flüssigkeitsmenge und die Menge, worin diese Zellen vorhanden waren.

Weil aber die Zahlen für die Hefezellenquanten in den verschiedenen Perioden auf dieselbe Flüssigkeitsmenge sich beziehen, brauchen wir diese Mengen selber, da es ja nur auf das Verhältniss

der Werthe für die verschiedenen Perioden ankommt, nicht zu kennen. Wir können also die 4.49% als durch die 3.65 Zellen selber vergohren betrachten, so dass pro Zelle $\frac{0.49}{3.65} = 0.13$ vergohren wäre.

Die Zahl der Hefezellen ist von 3 auf 4.3 gestiegen; die Vermehrung ist also 1.3. Diese wurde im Mittel durch 3.65 bewirkt; jede derselben hätte also während der betrachteten Periode 0.36 neue Zellen geliefert. Diese entstanden durch einen mittleren Materialverbrauch von 0.13. Zur Entwickelung einer neuen Zelle würde nach demselben Verhältniss berechnet, die im Mittel vorhandene Zelle $\frac{0.13}{0.36} = 0.36$ Material brauchen.

Die verschiedenen hierbei erhaltenen Zahlen waren nun die in Tabelle IV und V (S. 573) zusammengestellten:

Obgleich einige Unregelmässigkeiten in den Tabellen vorkommen, scheint uns dennoch deutlich aus denselben hervorzugehen:

1. Dass die von jeder Zelle im Mittel zerlegte Stoffmenge in späteren Perioden im Verlaufe der Gährungen immer abnimmt. Dies gilt für beide Serien (IV und V), sowohl wenn Luft durchgeleitet wurde als wenn dies nicht geschah. Die Abnahme war jedoch in den Luftkulturen viel stärker, besonders in den letzten Perioden.

2. Die Zellenzahl, welche im Mittel pro Zelle gebildet wurde, nimmt gleichfalls ab.

In den Luftkulturen beider Serien geschieht dies unzweifelhaft. In den Kulturen ohne Luftdurchleitung kommen Anomalien vor in der vierten Periode. Weil in denselben auch die 3. und 5. Periode annähernd zu gleichem Ergebniss führen, wäre es für dieses vielleicht besser zu sagen, dass die Anzahl der im Mittel gebildeten Zellen in den Kulturen ohne Luftdurchleitung abnahm bis zur dritten Periode.

Die sub 1 und 2 erhaltenen Resultate sind für sämmtliche Luftkulturen und zum Theil auch für die andern wohl nicht anders zu deuten, als dass die Stärke der Lebensäusserungen abnimmt.

3. Die zur Bildung einer neuen Zelle nothwendige Stoffmenge nimmt in den Luftkulturen im Allgemeinen zu. Abnormal ist nur in Tabelle IVb die Zahl in der ersten Periode. In den Kulturen ohne Luftdurchleitung verhalten sich diese Zahlen unregelmässiger; in Tabelle IV steigt die Stoffmenge bis zur dritten Periode und fällt dann wieder, in Tabelle V gehen die Werthe, graphisch vor-

Tabelle IV.

a) Keine Luft durchgeleitet. b) Luft durchgeleitet.

Periode	Im Mittel vorhandene Zellen in einem bestimmten Theil der Flüssigkeit	Im Mittel pro Zelle zerlegter Stoff	Anzahl neuer Zellen im Mittel pro Zelle gebildet	Stoffverbrauch pro Zelle zur Bildung einer neuen Zelle	Periode	Im Mittel vorhandene Zellen in einem bestimmten Theil der Flüssigkeit	Im Mittel pro Zelle zerlegter Stoff	Anzahl neuer Zellen im Mittel pro Zelle gebildet	Stoffverbrauch pro Zelle zur Bildung einer neuen Zelle
1	2	0.16	1	0.16	1	2.2	0.22	1.1	0.2
2	3.65	0.13	0.36	0.36	2	6.4	0.11	0.91	0.12
3	4.8	0.14	0.22	0.63	3	16.4	0.11	0.85	0.13
4	7.2	0.11	0.53	0.21	4	27.2	0.07	0.28	0.25
5	10.15	0.07	0.21	0,33	5	33.4	0.03	0.14	0.21

Tabelle V.

a) Keine Luft durchgeleitet. b) Luft durchgeleitet.

Periode	Im Mittel vorhandene Zellen in einem bestimmten Theil der Flüssigkeit	Im Mittel pro Zelle zerlegter Stoff	Anzahl neuer Zellen im Mittel pro Zelle gebildet	Stoffverbrauch pro Zelle zur Bildung einer neuen Zelle	Periode	Im Mittel vorhandene Zellen in einem bestimmten Theil der Flüssigkeit	Im Mittel pro Zelle zerlegter Stoff	Anzahl neuer Zellen im Mittel pro Zelle gebildet	Stoffverbrauch pro Zelle zur Bildung einer neuen Zelle
1	1.7	0.39	0.82	0.48	1	2.75	0.27	1.27	0.21
2	3.7	0.23	0.70	0.33	2	9.5	0.2	1.0	0.2
3	5.5	0.2	0.2	1.0	3	19.95	0.13	0.50	0.26
4	6.7	0.14	0.18	0.74	4	26.3	0.026	0.07	0.4
5	8.15	0.1	0.2	0.5	5	27.25	0.002	0.004	0.5

gestellt, in Zickzacklinie hinauf, bis auf den letzten, welcher tiefer liegt als bei regelmässigem Gang der Fall sein sollte. Bei den Kulturen ohne Luftdurchleitung macht es ganz den Eindruck, ab ob die Zellen, die bei Luftabschluss oder bei sehr beschränktem Luftzutritt gebildet waren, sich anders verhielten als die ursprünglichen. Man ist versucht, aus der Tabelle herauszulesen, dass zunächst hauptsächlich Zellen vorhanden waren, die mehr auf Thätigkeit unter Sauerstoffzutritt gestimmt sind, die in der ersten Periode, als noch Sauerstoff in der Flüssigkeit oder in ihrem Plasma vorhanden ist, energisch zersetzen und sich vermehrten (nicht viel weniger energisch als in der ersten Periode der Luftkultur, besonders in der ersten Serie), die aber bald, als die Sauerstoffnoth stärker wird, an Thätigkeit stark zurückgehen; es liess sich aber weiterhin denken, dass das später unter beschränkterem Sauerstoffzutritt gebildete Plasma, obgleich es weniger Stoff zersetzte, den veränderten Lebensbedingungen besser gewachsen war und mit dieser geringeren Menge relativ mehr an Nachkommen erreichen konnte.

4. Bei näherem Vergleich der Luftkulturen mit den anderen stellt sich zwar heraus, dass im Allgemeinen in den Luftkulturen während einer Periode pro Zelle weniger Stoff verbraucht wurde als in den anderen, so dass der Hansen'sche Schluss über die Verminderung der Gährkraft in den Luftkulturen auch gilt, wenn die Zeit mit in Rechnung gebracht wird. Der Unterschied ist aber, abgesehen von der letzten Periode, nicht gross und obendrein in der ersten Periode der beiden Serien widersprechend.

Auf Grund dieser letzteren Thatsache und wegen der stetigen und zuletzt starken Abnahme der Thätigkeit der Zellen in den Luftkulturen konnte diese Erscheinung auch schon anders gedeutet werden und etwaigen Abnormitäten in Folge der grossen Anzahl in den Luftkulturen vorhandener Zellen zugeschrieben werden, obgleich wir zugeben, dass es nicht wahrscheinlich ist, dass die beobachteten Erscheinungen nur ungünstigen Umständen zugeschrieben werden müssen. Obgleich es also richtig sein kann, dass wenigstens in späteren Gährungsperioden der totale Stoffverbrauch in den Luftkulturen geringer war, so ist es doch vielleicht gut, noch einmal daran zu erinnern, dass nicht zu gleicher Zeit die Lebenskraft der Hefe in den Luftkulturen geringer gewesen zu sein braucht; es könnte vielleicht der Hansen'sche Ausdruck von der Abnahme der

Gährkraft dazu führen. Dies hängt ganz davon ab, was mit dem geringeren Consum in den Luftkulturen erreicht wird. Und weil nun in den Hansen'schen Kulturen der geringere Stoffverbrauch pro Zelle von einer viel stärkeren Vermehrung begleitet wird (nur mit Ausnahme der letzten beiden Perioden, welche aber gewiss abnormal sind), so muss man sich hüten, die Zellen der Luftkulturen für schwächer zu halten. Der grössere Erfolg, der mit geringerem Stoffverbrauch von den Zellen der Luftkulturen erreicht wird, liesse sich z. B. erklären aus der vollständigen Oxydation, welche ein Theil des verbrauchten Materials, wie bei unseren Kulturen, wohl erfahren haben wird, welches die Entwickelung von mehr Energie beim selben Stoffverbrauch zur Folge hatte.

Die von Hansen und von uns erhaltenen Resultate könnten zuletzt noch zur Demonstration einer früher besprochenen Sache verwerthet werden. In Bezug auf die Meinungsverschiedenheiten Pasteur's und v. Nägeli's bemerkten wir (S. 549), dass die Pasteur'sche Auffassung durch die von v. Nägeli eigentlich gar nicht widerlegt wurde, denn die Zersetzung eines grösseren Zuckerquantums bei der Bildung einer gewissen Hefemenge bei Luftabschluss (Pasteur) wäre sowohl bei grösserer als bei geringerer Gährthätigkeit im Sinne v. Nägeli's möglich. Davon geben die Versuche Hansen's und die unserigen ein Beispiel. In den Experimenten Hansen's ist nämlich der Stoffverbrauch, welcher in den Kulturen ohne Luftdurchleitung eine gewisse Vermehrung der Hefezellenzahl begleitet, grösser und ebenso in den unserigen der Stoffverbrauch, welcher in dergleichen Kulturen eine gewisse Vermehrung der Trockensubstanz herbeiführt. Während aber in den Hansen'schen Kulturen im Mittel von derselben Hefemenge in derselben Zeit in den Luftkulturen etwas weniger Substanz verbraucht wurde, war dies in den unserigen etwas mehr.

Spätere Versuche zur Bestimmung des Einflusses verschiedener Oxygeniummengen auf die Gährung und zur Gewinnung genauerer Zahlen für Controleversuche.

Versuchsanordnung.

Im folgenden Jahre haben wir eine neue Serie Versuche angestellt. In erster Linie bezweckten wir dabei für die Controle-

gährungen durch veränderte Versuchsanordnung genauere Zahlen zu gewinnen, weiterhin aber auch zu untersuchen, ob die Menge des oxydirten Zuckers von der Stärke der Oxygeniumdurchleitung abhing. Es schien uns dies von vornherein wahrscheinlich, aber Schützenberger sagt in seinem Buch über Gährungen, dass die Athmungsintensität von der Hefe unabhängig ist von dem Sauerstoffgehalt des Mediums, worin sie lebt[1]).

Um den erstgenannten Zweck zu erreichen, wurden alle Kautschuckverbindungen möglichst kurz genommen. Das Resultat zeigte, dass hiermit der Fehler des vorigen Jahres corrigirt war.

Die Kohlensäurebestimmung geschah nur noch durch Wägung.

Die Versuchsanordnung war nun, und zwar zunächst für die Luftkultur, die folgende:

Die aus dem Gassack kommende Luft wurde kohlensäurefrei gemacht, kam in einen Kohlensäureindicator, um Sicherheit zu haben, dass dieses Gas ganz beseitigt war, durchsetzte die Kultur, einen aufwärts gerichteten Kühler, und kam dann in die Absorptionsapparate. Diese letzteren bestehen grösstentheils aus U-Röhrchen, die zu drei oder vier auf einem kleinen kupfernen Gestell, das auf die Waage gestellt werden kann, vereinigt sind.

Zur Kohlensäureabsorption wurde jedoch ausser solchen Röhrchen in erster Linie ein konisches Gefäss gebraucht, wie diejenigen, worin die Kulturen stattfanden. Der in das Alkali steckende Theil des Einleitungsrohres wurde sehr weit genommen, weil sonst durch starke Calciumcarbonatbildung leicht Verstopfung stattfindet. Die Röhre geht nicht tief in die Flüssigkeit hinein, weil sonst der Widerstand, den dieselbe dem Gase bietet, zu gross ist. Dennoch ist der unten in der Röhre befindliche Theil des Alkali zur Erhöhung des Absorptionsvermögens sehr nützlich.

Das aus dem Kühler kommende Gas streicht nun zunächst durch ein Gestell mit vier Schwefelsäureröhrchen, dann durch das konische Kaligefäss, weiter durch ein Gestell mit vier U-Röhrchen mit Kali und endlich durch drei Schwefelsäure-Röhrchen, um das aus dem Alkali mitgerissene Wasser wieder zu absorbiren. Zuletzt wurden bisweilen noch ein Controlekali- und Schwefelsäure-Röhrchen eingeschaltet.

---

1) Schützenberger, l. c., S. 151.

Vor dem Versuche wurden die Absorptionsgefässe von dem ersten Alkaligefässe an gewogen.

Der Gasstrom wurde möglichst stark genommen (ca. 1 l per Minute).

Wo nicht das Gegentheil erwähnt ist, dauerten die Kulturen ungefähr zwei Stunden.

Wenn diese Zeit verstrichen war, wurde zunächst die Gaszufuhr abgebrochen und sofort darauf das Gährungsgefäss in ein Wasserbad von 95—100° C. getaucht. Innerhalb drei Minuten ist dann die Hefe über die Tödtungstemperatur erhitzt.

Nun wird wieder angefangen Gas durchzuleiten und dies 15 bis 30 Minuten fortgesetzt, um alle Kohlensäure auszutreiben. Bevor definitiv damit aufgehört wurde, wurde vor dem ersten Kohlensäureabsorptionsgefäss noch ein Barytröhrchen eingeschaltet, um zu sehen, ob wirklich alle Kohlensäure ausgetrieben war. Die beiden Kaliapparate und das auf dieselben folgende Schwefelsäuregestell wurden dann wieder gewogen, und sämmtliche Röhrchen zwischen dem Gährungsgefäss und dem ersten Schwefelsäureapparat ausgespült, um den darin vorhandenen Alkohol zu sammeln. Die Alkohol-, Trockengewicht- und Zucker-Bestimmungen geschahen wie voriges Jahr.

Um die Bedeutung des Sauerstoffs für die Gährung zu studiren, wurden Experimente angestellt, theils mit gewöhnlicher Luft, theils mit Luft, welche ca. 50 % Oxygenium enthielt und theils mit nahezu reinem Sauerstoff.

Bei den Sauerstoffversuchen wurde wiederum mit zwei Gassäcken gearbeitet, deren einer gefüllt wurde, während der andere zur Durchleitung diente. Das Sauerstoffgemenge wurde in folgender Weise bereitet.

Auf einer Decimalwaage stand eine grosse Schwefelsäureflasche von bekanntem Inhalt. Sie war geschlossen durch einen dreifach durchbohrten Kork. Durch eine Oeffnung stand sie in Verbindung mit dem Sauerstoffentwickelungsapparat, durch die zweite mit der Wasserleitung oder mit einem Abflussrohr, durch die dritte mit den Gassäcken.

Zunächst wird die Flasche mit Wasser gefüllt und soviel Gewicht auf die Waage gestellt, dass dieselbe in Gleichgewicht ist, wenn in der Flasche soviel Wasser ausgetrieben ist, als dem Volumen entspricht, welches die Flasche an Oxygenium enthalten soll. Es wird nun so lange Sauerstoff eingeleitet, bis die Waage in Gleich-

Tabelle

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Datum des Versuchs	Daten in Betreff Luftdurchleitung	Gährflüssigkeit	Verbrauchte Zuckermenge	Trockengewichtszunahme der Hefe		Der gebildete Alkohol entspricht einem Zuckerverbrauch von:		Die gebildete Kohlensäure minus die Kohlensäuremenge, welche in Begleitung des gefundenen Alkohols nach der gewöhnlichen Gährungsgleichung gebildet sein muss, entspricht, falls sie durch Oxydation von Zucker entstand, einem Zuckerverbrauch von:	
			g	g	Procente des totalen Zuckerverbrauchs	g	Procente des totalen Zuckerverbrauchs	g	Procente des verbrauchten Zuckers
23. Nov.	Keine Luft durchgeleitet	Zuckerlösung	1.634	0.089	5.5	1.535	93.9	—	—
30. „		„	1.358	0.114	8.4	1.245	91.7	—	—
7. Dec.		„	1.560	0.135	8.6	1.419	91.0	—	—
11. Jan.		„	1.637	0.099	6.0	1.520	92.9	—	—
22. März	Gewöhnliche Luft durchgeleitet	„	1.689	0.219	13.0	1.371	81.2	0.110	6.6
26. April		„	2.533	0.445	17.5	1.918	75.7	0.122	4.8
1. März	Luft mit ca. 50 % Sauerstoff durchgeleitet	„	1.559	0.165	10.6	1.163	74.7	0.219	14.0
8. „		„	1.764	0.259	14.6	1.291	73.2	0.216	12.2
15. „		„	1.899	0.242	12.8	1.522	80.1	0.136	7.1
19. April	Nahezu reiner Sauerstoff durchgeleitet	„	1.992	0.251	12.5	1.454	73.0	0.318	16.0
10. Mai		„	1.499	0.384	25.6	0.903	60.2	0.223	14.9
31. „		„	1.242	0.173	13.9	0.862	69.0	0.215	17.3

gewicht ist, und dann der Restant des Wassers mit einem Gebläse durch Luft ersetzt. Endlich wird die Flasche mit der Wasserleitung verbunden, wieder gefüllt und das ausgetriebene Gas in einen der Gassäcke geleitet.

Bei den Versuchen ohne Luftdurchleitung besteht der Apparat zunächst aus dem Gährungsgefäss; eine Glasröhre mit nur sehr kurzen Kautschuckverbindungsstücken leitet nach einem Schwefelsäuregestell, nachher kommt ein Kaligestell und endlich wieder ein Gestell mit drei Schwefelsäureröhrchen. Sofort, nachdem das Kulturgefäss mit Zuckerlösung und Hefe bestellt ist, wird es geschlossen und gewogen.

VI.

11	12	13	14	15	16	17
Zuckermenge, welche während der Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengewicht 1 durch Gährung zerlegt sein würde, berechnet nach dem Verhältniss zwischen der in Spalte 7 gegebenen Zuckermenge und dem im Mittel vorhandenen Hefegewicht	Zuckermenge, welche während der Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengewicht 1 durch Oxydation zerlegt sein würde, berechnet nach dem Verhältniss zwischen der in Spalte 9 gegebenen Zuckermenge und dem i. Mittel vorhandenen Hefegewicht	Zuckermenge, welche während der Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengewicht 1 durch Gährung und Oxydation zusammen zerlegt sein würde, berechnet durch Summirung der in Spalte 11 und 12 vorhandenen Werthe	Die Zuckermenge, welche während d. Versuchsdauer durch eine Hefemenge vom Trockengew. 1 durch Gährung u. Oxydation zusammen zerlegt sein würde, kann a. Grund des totalen Zuckerverbrauchs u. d. Trockengewichtszunahme nicht mehr gewesen sein als	Zuckermenge zerlegt pro Einheit Trockengewichts-Vermehrung	Summe der Procentwerthe der Spalten 6, 8 und 10 bei den Gaskulturen, der Spalten 6 u. 8 bei den anderen	Bemerkungen
g	g	g	g	g	g	
0.58	—	—	0.59	18.4	99.4	
0.49	—	—	0.49 +	11.9	100.1	
0.54	—	—	0.54 +	11.6	99.6	
0.62	—	—	0.63	16.5	98.9	
0.50	0.04	0.54	—	7.7	100.8	
0.69	0.04 +	0.73	—	5.7	98	Versuchsdauer nahezu 3½ Stunden
0.45	0.08	0.53	—	9.5	99.3	
0.49	0.08	0.57	—	6.8	100.0	
0.58	0.05	0.63	—	7.8	100.0	
0.57	0.12	0.69	—	7.9	101.5	
0.34	0.08	0.42	—	3.9	100.7	Versuchsdauer nahezu 1½ Stunden
0.35	0.09	0.44	—	7.2	100.2	

Vor dem Versuche wird gleichfalls das Gewicht der gläsernen, alsdann mit zwei Stöpseln geschlossenen Verbindungsröhre bestimmt und auch dasjenige der drei Absorptionsgestelle.

Nach der Kultur wird, wie bei den Luftkulturen, die Hefe getödtet und die Kohlensäure vertrieben mittelst kohlensäurefreier hindurchgeleiteter Luft. Am Ende wird das Gewicht sämmtlicher zuvor gewogener Theile wieder bestimmt. Wenn nun bei der Gährung keine Producte entstanden, die nicht absorbirt wurden, müsste die Verminderung an Gewicht des Gährgefässes mit der Gewichtsvermehrung sämmtlicher Absorptionsapparate übereinstimmen. Fast völlige Uebereinstimmung ist natürlich mit so grossen Glasapparaten,

die nicht in Exsiccatoren getrocknet werden können, nicht zu erwarten.

Weil aber die erwähnten Zahlen gewöhnlich um nicht mehr als 10—20 mg differirten, glaubten wir folgern zu müssen, dass keine oder fast keine nicht absorbirten Stoffe entstanden, und haben die erhaltenen Resultate in diesem Sinne verwerthet.

Wegen der verwickelteren Versuchsanordnung konnten dieses Jahr nicht eine Gaskultur und eine Kultur ohne Gasdurchleitung zu gleicher Zeit angestellt werden.

Vergleichung und Deutung der Resultate der Gaskulturen einerseits und der Controlen andererseits.

In Tabelle VI (s. S. 578 u. 579) sind die in ähnlicher Weise wie früher berechneten numerischen Resultate zusammengestellt. Wir lassen nun ihre Deutung folgen.

1. Die Procentsummen (Spalte 16) weichen im Allgemeinen wenig von 100 ab, und nicht nur bei den Gaskulturen, sondern auch bei den Controlen. Der Mittelwerth sämmtlicher Summen ist 99,84. In einem der zwölf Fälle ist die Differenz von 100 2 %, in zwei Fällen liegt dieselbe zwischen 1.2 und 1.5 %, in allen übrigen ist sie weniger als 1 %.

Es scheint uns nicht zufällig zu sein, dass die Procentsummen für die Gaskulturen im Allgemeinen etwas mehr als 100 betragen (wie auch bei den früheren Versuchen), während dieselben Zahlen für die Controlen im Allgemeinen um ein Weniges darunter bleiben. Wegen der sehr geringen Abweichung von 100 ist aber wieder höchst wahrscheinlich, dass der Zucker hauptsächlich in der vorausgesetzten Weise zerlegt wurde.

2. Obgleich die Gaskulturen, weil sie nicht zugleich mit je einer Controle angestellt wurden, mit diesen nicht direct vergleichbar sind, so ist dennoch deutlich, dass in den Luftkulturen im Total mehr Zucker zerlegt wurde, als in den anderen (wie bei den vorigen Versuchen).

3. In allen Gaskulturen wurde, wie früher, mehr Trockensubstanz aufgenommen als in den anderen. Die grössere Trockengewichtszunahme ist auch jetzt dem grösseren Zuckerverbrauch nicht

proportional. Die Zuckermenge zerlegt pro Einheit Trockengewichtsvermehrung ist für die Luftkulturen 7.05, für die Controlen 14.6, der Unterschied ist also sogar bedeutend grösser wie bei den früheren Kulturen.

4. Das Vermögen der Zellen, Zucker in Alkohol und Kohlensäure zu spalten, dasjenige also, was allein unserer Meinung nach ihre eigentliche Gährkraft bestimmt, war in den Controlen grösser; der Mittelwerth für die Controlen ist 0.56, für die Gaskulturen (die Versuche vom 26. April und 10. Mai auf 2 Stunden umgerechnet) 0.47. Obwohl dieser Unterschied für die frühere Serie weniger genau bestimmt werden konnte, war er doch auch dort in demselben Sinne vorhanden.

5. In sämmtlichen Gaskulturen wurde, wie früher, eine gewisse Zuckermenge ganz oxydirt.

6. Die Zuckermengen, welche durch dieselben Hefemengen im Ganzen und durch Gährung und Oxydation zusammen in Gaskulturen und Controlen verbraucht sind, lassen sich jetzt weniger gut vergleichen. Es sind nämlich die Unterschiede gering, und weil nicht jedesmal eine Gaskultur von einer Controle begleitet wurde, sind Verschiedenheiten der verwendeten Hefen, als auch kleine Unterschiede in der Versuchsdauer von zu viel Einfluss.

Nähere Vergleichung der verschiedenen Oxygenmengen ausgesetzten Gaskulturen untereinander und mit denen vorigen Jahres.

Es zeigt sich hier zunächst ein auffallender Unterschied. Es wurde jetzt in den Kulturen unter gewöhnlicher Luftdurchleitung viel weniger Zucker oxydirt als voriges Jahr. Diese Zuckermenge beträgt jetzt nur 4.8 und 6.6% gegen 5,1—28.2 im vorigen Jahre.

Erklären können wir dies nicht. Es ist ein neuer Beleg von der früher schon hervorgehobenen Verschiedenheit des Verhaltens der Hefe.

Uebte aber gewöhnliche Luft keine stark oxydirende Wirkung aus, so wurde dieselbe bei Vergrösserung des Oxygengehaltes des durchgeleiteten Gases sehr deutlich, obgleich merkwürdiger Weise mit fast reinem Sauerstoffgas das Minimum, welches voriges Jahr mit gewöhnlicher Luft erreicht ward, kaum überschritten wurde (Spalte 10).

Durch Luft mit 50% Sauerstoff wurde die von einer gewissen Hefemenge oxydirte Zuckermenge fast doppelt so gross wie diejenige, welche unter Einfluss von gewöhnlicher Luft verbrannt wurde, während durch nahezu reines Oxygenium diese Menge auf das 2—3-fache stieg (Spalte 12).

Wird der verbrauchte Zucker procentisch in die total verbrauchte Zuckermenge ausgedrückt, dann kommt Aehnliches heraus.

Es konnte aber gegen dieses Resultat ein Bedenken erhoben werden. In Anbetracht des wenig constanten Verhaltens der Hefe, könnte man geneigt sein, in der stärkeren Oxydation bei höherem Oxygengehalt des Gases nur ein zufälliges Zusammengehen zu sehen. Man könnte sogar darauf hinweisen, dass die Zuckermenge, welche durch eine Hefemenge vom Trockengewicht 1 oxydirt wurde, im Versuch vom 15. März mit Luft von 50% Sauerstoff 0.05 ist, während den 22. März unter Durchleitung gewöhnlicher Luft diese Menge 0.04, also nur 0.01 weniger betrug.

Es ist aber nicht schwer, das vorhin gezogene Resultat als wirklich berechtigt zu erweisen.

Man bemerke nämlich weiterhin, dass es dann auch durch Zufall geschehen sein sollte, dass beim folgenden Versuche, als fast reiner Sauerstoff durchgeleitet wurde, der entsprechende Werth 0.12 war, dass bei der dann folgenden nur 8 Tage später unter Durchleitung gewöhnlicher Luft angestellten Kultur, die Zahl auf ca. 0.04 fiel und dies zwar bei viel längerer Versuchsdauer, und den letzten beiden dann folgenden Malen, mit Gas von höchstem Oxygengehalt wieder auf 0.08 und 0.09 sich erhob. Dergleichen Zufälligkeiten sind nicht anzunehmen. Vergleicht man die Versuche, die mit Gas von geringstem Oxygengehalt angestellt wurden, mit denen, wo dieser Gehalt am grössten war, dann ist immer der Unterschied gross (0.04 gegen 0.08—0.12). Dass nun unter den Versuchen mit Luft von mittlerem Sauerstoffgehalt einer ist, dessen Resultate nahe übereinstimmen mit denen unter Luftdurchleitung von geringstem Oxygengehalt angestellten, während andererseits die beiden andern sich anschliessen an diejenigen der unter stärkster Oxygen-Durchleitung angestellten Kulturen, bei welchen der Sauerstoff den geringsten Effekt gab, darf bei dem überhaupt so veränderlichen Verhalten der Hefe nicht wundern.

Wir glauben also zur Schlussfolge berechtigt zu sein, dass bei Durchleitung eines Gases von grösserem Oxygengehalt, als in der Luft vorhanden ist, die Menge des von der Hefe verbrannten Zuckers sich sehr vergrössert.

Bei Vergleichung der mit verschiedenen Oxygenmengen erhaltenen Resultate fällt noch eine Thatsache sehr auf, nämlich dass die Trockensubstanzvermehrung der Hefe (Spalte 5 und 6) und die Zuckermengen per Einheit Trockensubstanz zerlegt, in den drei Serien so wenig verschieden sind, obgleich sie alle von den Controlen so abweichen. Es erhebt dies den Gedanken, dass vielleicht die stärkere Oxydation bei mehr Sauerstoffzufuhr als schon bei gewöhnlicher Luftdurchleitung der Hefe zur Verfügung stand, für das Leben derselben ziemlich gleichgültig wäre, indem es schon gewöhnliche Luft zur schnelleren Vermehrung, zum geringeren Materialverbrauch per Einheit Trockengewichtszunahme, zur geringeren eigentlichen Gährthätigkeit bringt.

S. 565 haben wir bei unserer ersten Versuchsserie schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Thatsache, dass in den Controlen die Hefeeinheit während der Versuchsdauer bedeutend mehr Alkohol bildet, als in den Luftkulturen, obgleich in diesen letzteren die Hefe sich soviel stärker vermehrt, nicht nothwendig damit zusammenhängt, oder wenigstens nicht allein davon die Folge zu sein braucht, dass in den Luftkulturen durch Oxydation gebildete Energie vicariirend auftritt für das geringere Energiequantum, welches bei der Alkoholbildung entsteht.

Es wäre nämlich möglich, dass die stärkere Vermehrung der Hefe in den Luftkulturen zum grossen Theile die Folge der fortwährenden Bewegung der Kulturflüssigkeit und der dadurch vielleicht hervorgerufenen besseren Ernährung war. Factisch hat Hansen[1]) gezeigt, dass das Horvath'sche Gesetz, nach welchem Bakterien in der Ruhe activer sind als in Bewegung, nicht gleichfalls für Hefe zutrifft.

Wie dem aber auch sei, mit der Nägeli'schen Ansicht[2]), dass bei Luftzutritt auf dasselbe Quantum verbrauchten Zuckers mehr

1) E. C. Hansen, Horvath's Hypothese. Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, Heft 1, 1878, S. 271.

2) v. Nägeli, l. c., S. 25.

Alkohol gebildet wird als bei Luftabschluss, sind unsere Versuche ganz in Widerspruch.

Um über die Bedeutung des Sauerstoffs nähere Einsicht zu gewinnen, wäre erwünscht, einerseits Luftkulturen zu vergleichen mit Kulturen, wo in gleich starkem Strome ein indifferentes Gas durchgeleitet wurde, andererseits Kulturen zu vergleichen, die zu gleicher Zeit mit derselben Hefe unter Durchleitung verschiedener Sauerstoffmengen angestellt wurden.

Aus unserer zweiten Versuchsserie geht aber jedenfalls hervor, dass die verbrannte Zuckermenge von dem durchgeleiteten Oxygenquantum sehr abhängt, und zwar in dem Sinne, dass es mit demselben steigt und fällt.

Definition verschiedener auf Gährung Bezug habenden Begriffe.

Bis dahin haben wir fast überall die verschiedenen numerischen Resultate umschrieben, und so wenig als möglich technische Ausdrücke gebraucht, die zu verschiedener Deutung Veranlassung geben könnten. Nur sagten wir, dass unserer Meinung nach die Gährthätigkeit der Hefe, was chemische Umsetzung bestrifft, nur durch ihr Vermögen, Zucker in Alkohol und Kohlensäure zu spalten, bestimmt wird, und acceptirten die Schützenberger'sche Auffassung, nach welcher für Beurtheilung dieses Vermögens auch die Zeit eingeführt werden müsse.

Zuletzt sei es uns gestattet, die verschiedenen Thätigkeiten der Hefe, die wir oben kennen lernten und die unserer Meinung nach scharf auseinander zu halten wären, zu definiren, und Ausdrücke, die zur Bezeichnung derselben verwendet werden könnten, vorzuschlagen.

1. Je nachdem eine Hefezelle in einer gewissen Zeit im Total mehr Zucker verbraucht, könnte man sagen, dass ihr Zuckerzersetzungsvermögen grösser ist.

2. Die Spaltung von Zucker in Alkohol und Kohlensäure bildet die eigentliche Gährung in einer Hefekultur. Es ist zu vermeiden, diesen Ausdruck für andere die Gährung begleitenden Processe zu verwenden oder sogar, als Pars pro toto mit „Gährung" sämmtliche Hefewirkungen anzudeuten.

3. Je nachdem eine Hefezelle in einer gewissen Zeit mehr Zucker in Alkohol und Kohlensäure spaltet, könnte man ihre absolute[1]) Gährthätigkeit grösser nennen.

4. Je nachdem bei Luftzutritt die Zuckermenge, welche eine Zelle in einer gewissen Zeit in Alkohol und Kohlensäure spaltet, grösser ist, verglichen mit dem oxydirten Zucker wäre ihre relative Gährthätigkeit grösser. Es liegt Grund vor, diese beiden Zuckerquanten zu vergleichen, weil bekanntlich die Gährung als theilweiser oder sogar ganzer Ersatz für normale Athmung betrachtet wurde.

5. Die Zuckermenge, welche durch jede der sub 1, 3 und 4 genannten Eigenschaften der einzelnen Zellen in einer gewissen Zeit in einer ganzen Kultur verbraucht ist, hängt nicht nur von dem erwähnten Vermögen der einzelnen Zellen in den verschiedenen Stadien ihrer Entwickelung ab, sondern auch von ihrer Vermehrungsstärke.

6. Je nachdem eine Hefezelle mit geringerem Aufwand an Zeit eine gewisse Vermehrung erreicht, je nachdem sie also in dieser Hinsicht mit weniger biologisch dasselbe erreicht, könnte man sie kräftiger nennen.

7. Je nachdem eine Hefezelle mit geringerem Aufwand an Material eine gewisse Vermehrung erreicht, könnte sie genügsamer heissen.

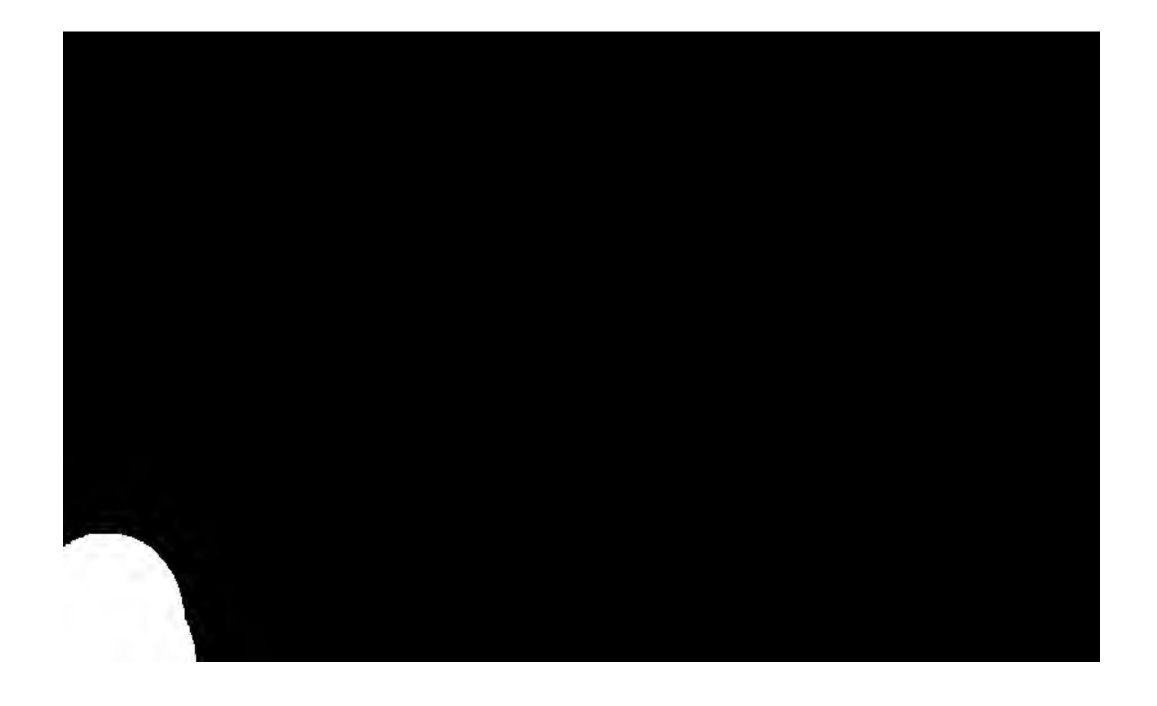
8. Je nachdem eine Kultur an dichter beisammen gelegenen Stadien untersucht wird, sind sämmtliche Zersetzungen, welche während der ganzen Periode stattfanden, mehr ausschliesslich die Folge der Thätigkeit der Hefe, welche schon beim Beginne der Periode vorhanden war, und werden dieselben also weniger von der Vermehrung der Hefe beeinflusst. Die mittlere Thätigkeit, in verschiedener Hinsicht, der Zellen wird man also genauer ableiten können, je nachdem man Kulturen von kürzerer Dauer untersucht.

9. Jede der genannten Eigenschaften können auf zweierlei Art vorkommen. Zwei Hefepartien könnten nämlich erstens unter den-

---

1) Nach der eigentlichen Bedeutung von absolut: losgemacht von; d. h. also das Vermögen der Zelle, Zucker in Alkohol und Kohlensäure zu spalten, ohne Beziehung zur Thätigkeit der Zelle in anderer Richtung.

selben Umständen in der genannten Hinsicht sich verschieden verhalten; man könnte dann sagen, dass diese Eigenschaften inhärent verschieden wären. Wenn jedoch von derselben Hefe einzelne Partien unter verschiedenen Umständen sich ungleich verhalten, dann könnte in Bezug auf die betreffenden Eigenschaften gesagt werden, dass die Hefen circumstantiell verschieden sind.



Ueber die vegetabilische Zellmembran.

Eine Kritik der Anschauungen Wiesner's.

Von

C. Correns.

Mit Tafel XXVI und 2 Textfiguren.

Wie schon der Titel besagt, ist die nachfolgende Arbeit im Wesentlichen eine Kritik der Zellhauttheorie Wiesner's, eine Nachuntersuchung der thatsächlichen Grundlagen und eine Nachprüfung der Argumentationen. Ich stand dabei zu Beginn der Arbeit wenigstens einem Theile der Ansichten Wiesner's nicht unsympathisch gegenüber, besonders schien die Annahme eines Plasmagehaltes der Membranen auch mir das Membranwachsthum sehr einfach zu erklären. Die Untersuchung gab mir jedoch durchaus keine auch nur einigermassen sichere Anhaltspunkte für die Existenz dieses Membranplasma, und als ich hierauf versuchte, mir den Wachsthumsvorgang der Membran mit Hilfe des Dermatoplasma klar zu machen, merkte ich, dass trotz ihrer scheinbaren Einfachheit die ganze „überaus fruchtbare" Vorstellung Wiesner's, zum Mindesten für die Mehrzahl der Fälle, aus mechanischen Gründen völlig unmöglich sei. Ich hebe dies zeitliche Verhältniss besonders hervor, damit man nicht etwa meine, die durch Ueberlegung gewonnene Vorstellung von der Unmöglichkeit der ganzen Theorie habe irgendwie die Resultate der mikrochemischen Untersuchung beeinflusst. Dagegen durfte mir die nachträglich gewonnene Einsicht zur Beruhigung über die Resultate der schwierigen mikrochemischen Untersuchung dienen, die von den von Wiesner und seinen Schülern erhaltenen stark abwichen.

Was den langen und langweiligen mikrochemischen Theil der Arbeit anbetrifft, so hatte ich nur die Wahl, entweder ganz summarisch zu berichten oder die Reactionen zu beschreiben. Das zweite schien mir das Richtigere zu sein, schon weil es schneller gestattet, sich über die Zuverlässigkeit der Angaben durch die eine oder andere Controlprüfung zu orientiren.

Wiesner hat sich beklagt, dass seine Argumente von Seiten der Gegner nicht gebührend gewürdigt werden. Ich glaube, dass er mir diesen Vorwurf nicht wird machen können. Auf der andern Seite kann man aber auch nicht verlangen, dass jeder Satz und jede Bemerkung in extenso besprochen wird. Ich habe hier eine Auswahl treffen müssen, das Weggelassene (z. B. der „Beweis", dass die Zellhaut in gewissen Fällen auch ein selbstständiger Theilkörper der Zelle sei, u. s. w.) schien mir für die Anschauungen Wiesner's unwesentlich.

Die Untersuchungen Krasser's über das Vorkommen von Eiweiss in der vegetabilischen Zellhaut mussten eine eingehende Berücksichtigung finden, weil Wiesner sich wesentlich auf sie stützt. Sonst hätte auch eine mehr summarische Behandlung genügt. Wo wir beide in Widerspruch stehen, mögen Dritte entscheiden. Mir schien die von Wiesner dieser Arbeit nachgerühmte höchste Sorgfalt nicht überall mitgewirkt zu haben [1]).

Man wird aus dem Folgenden ersehen, dass ich die Beobachtungen A. Fischer's, die dieser in einer kleinen Mittheilung „Zur Eiweissreaction der Zellmembranen" niedergelegt hatte, und wegen der er von Wiesner auf das Heftigste angegriffen wurde, im Wesentlichen nur bestätigen kann.

Auf das Verhältniss der Micellartheorie zu Brücke's Anschauungen und den Vorstellungen Wiesner's brauche ich nach den treffenden Bemerkungen Pfeffer's (I, 157) und der neuesten Erklärung Wiesner's (VIII, 475), er acceptire die Micellartheorie

---

1) So heisst es (Krasser, I) auf S. 6, wo die Unbrauchbarkeit der Salzsäurereaction gezeigt werden soll: „Imprägnirt man Baumwolle oder Leinenfaser mit Eiweisslösung" etc. und auf S. 36 derselben Abhandlung, wo gezeigt werden soll, dass das in den Zellmembranen vorkommende „Eiweiss" nicht infiltrirt sein könne, heisst es: „Eiweissfrei gewordene Zellmembranen (z. B. Leinbastzellen) lassen sich mit Eiweisslösungen nicht imbibiren". Was gilt nun?

gerade soweit wie Pfeffer, nicht einzugehen. Diese Erklärung hat gewiss Jeden etwas sonderbar berührt, der Wiesner's Polemik gegen die Micellartheorie im Allgemeinen verfolgte und sich des Ausspruches erinnerte, „Schichtung, Streifung, Doppelbrechung und Quellung liessen sich alle auch auf andere, z. Th. einfache Weise verstehen".

Inhaltsübersicht.

Bekanntlich hat Wiesner (hauptsächlich IV und VII) eine Theorie über den feinsten Bau und das Wachsthum der vegetabilischen Zellmembran aufgestellt, welche wir in knapper Form etwa so wiedergeben können:

Die Membran baut sich aus kleinen, quellungsfähigen Körpern auf, den „Dermatosomen". Diese Dermatosomen entstehen durch Umwandlung aus den Elementarorganismen, den sich ausschliesslich durch Theilung vermehrenden „Plasomen", und sind durch Bindesubstanzen untereinander verbunden, so lange die Membran wächst, durch Plasmastränge, später durch Umwandlungsproducte dieser. Auf der regelmässigen Anordnung der Dermatosomen und der abweichenden Lichtbrechung der Bindesubstanzen (an und für sich) beruht die Schichtung und Streifung der Membranen. Das Membranwachsthum wird durch das Membranplasma besorgt, es beruht auf der Theilung der Plasomen und ihrer Umwandlung in Dermatosomen.

Wenn wir die Behauptung, die Membran enthalte wenigstens eine Zeit lang lebendes Plasma, ausnehmen, so sind die einzelnen Componenten dieser Theorie nicht neu, wie man vermuthen könnte. Ich werde das weiterhin beweisen. Damit soll aber keineswegs behauptet werden, Wiesner sei nicht selbstständig zu ihr gekommen.

Aber auch als Gesammtes hat die Theorie ihre Vorläuferin gehabt, sie ist, wie ich glaube, im Wesentlichen schon von Th. Hartig aufgestellt worden. Dieser merkwürdige Mann hat im Jahre 1847 ein kleines Schriftchen „Untersuchungen über den Bestand und die Wirkung der explosiven Baumwolle" veröffentlicht, in dem er (I, 7) die Veränderungen des „Astathe-Bandes" (der secundären Verdickungsschichten) der Baumwollenfaser unter der Einwirkung gewöhnlicher rauchender Salpetersäure oder englischer Schwefelsäure beschreibt und abbildet (Fig. 7 u. 8). Zunächst erkenne man „die Zusammensetzung des Astathe-Bandes aus einer unzählbaren Menge feiner Fasern, die man Primitivfasern nennen könne", und die bei stärkerer Einwirkung der Säure in „kugelige Molecüle[1]) von fast

1) Unter diesen „Molecülen" verstand Hartig natürlich keine Molecüle im Sinne der heutigen Chemie, ebensowenig wie Nägeli, als er diesen Ausdruck für seine Micelle gebrauchte. Es ist charakteristisch, wenn Wiesner (VII, 26)

gleicher Grösse" zerfallen. Wird hier nicht ausdrücklich gesagt, dass nicht nur die Primitivfasern, sondern auch die „Molecüle" (Dermatosomen) als vorgebildet zu betrachten seien, so wird dies später nachgeholt. In einer andern Abhandlung (II, 3) wird der Aufbau des Astathe-Bandes aus „Molecülen" als überall vorhanden angenommen. Das Band entstehe aus den durch Selbsttheilung vermehrten, durch Wachsthum bedeutend vergrösserten „Kernstoffkörperchen" (den Plasomen Wiesner's entsprechend), die sich in einen dem Stärkemehl verwandten Stoff umbildeten und miteinander verwüchsen. Noch später (III, 670) wird die Identität der Primitivkügelchen mit den Verwandlungsproducten der Kernstoffkörperchen ausdrücklich behauptet.

Es ist hier natürlich ganz gleichgültig, ob die Thatsachen, auf die Th. Hartig seine Theorie aufbaute, richtig beobachtet wurden, das Gesagte genügt, wie ich glaube, die Verwandtschaft der beiden Theorien nachzuweisen.

Auch die Ansicht Wiesner's, dass alles Organisirte aus Organisirtem hervorgehe, findet sich bei Th. Hartig, der zu einer Zeit, wo man die Zellkerne beliebig frei im Plasma entstehen liess, die Vermehrung ausschliesslich durch Theilung nicht nur für den Zellkern, sondern auch für die Chlorophyllkörper und Vacuolen (Saftbläschen) — freilich auch für Stärkemehl und Klebermehl — behauptete und zu beweisen suchte! Da finden wir (II, 5) sogar schon die „Organismen dritter Rangstufe, gegenüber Zelle und Pflanze", die Plasomen Wiesner's.

Wiesner (VI, 187) hat einmal selbst als Grundlagen seiner Vorstellung vom Baue und Wachsthum der vegetabilischen Zellmembran folgende drei Sätze, drei „neue" Anschauungen, aufgestellt:

1. Die Zellwände sind, zum Mindesten so lange sie wachsen, *eiweisshaltig*.

2. Das Wachsthum der Zellhaut ist ein *actives*, und diese überhaupt bis zu einer gewissen Grenze ihres Daseins ein *lebendes* Gebilde.

---

sagt, Nägeli habe die festen, nicht imbibirbaren Theilchen der quellbaren Substanz anfangs als Molecüle, später als Molecülgruppen „betrachtet".

3. Die Zellhaut besteht aus bestimmt zusammengesetzten (d. h. angeordneten) Hautkörperchen, *Dermatosomen.*

Diese von Wiesner selbst herrührende Zusammenfassung kann nicht als besonders glücklich bezeichnet werden, insofern als gerade der Hauptpunkt, die unbestreitbar neue Anschauung vom Gehalt der Membran an lebendem Plasma, weder explicite noch implicite ausgesprochen wird. Denn er ist weder in Satz 1, noch in Satz 2 inbegriffen und kann auch durch Combination von beiden nur unter ganz bestimmten, durchaus nicht allgemein getheilten Vorstellungen abgeleitet werden. Diese sind: 1. dass das Plasma stets eiweisshaltig sei; 2. dass das Lebendigsein der Zellmembran nur auf einem Gehalt an lebendem Plasma beruhen könne. Trotzdem mag die folgende Darstellung nach dieser Aufstellung Wiesner's disponirt werden, wir formuliren nur den zweiten Satz, im Sinne Wiesner's, etwas anders:

2. Die Zellhaut enthält, zum Mindesten so lange sie wächst, *lebendes Protoplasma*, ihr Wachsthum ist ein *actives.*

Wir fassen nun diese drei Sätze getrennt in's Auge.

I. Sind die Zellwände, zum Mindesten so lange sie wachsen, eiweisshaltig?

(Dabei ist die Form, in der das Eiweiss in der Membran steckt, ob als Protoplasma oder nicht, ganz gleichgültig.)

Diese Frage ist von Wiesner (IV, V etc.) und Krasser (I) etc. unbedingt bejaht worden, während von Klebs (I, 452, II, 703) und A. Fischer (I), vor Allem dem Ersteren, wenigstens die Möglichkeit eines Eiweissgehaltes zugestanden wurde.

Bei meinen einschlägigen Untersuchungen beschränkte ich mich auf eine verhältnissmässig kleine Anzahl von Objecten, die ich dafür um so eingehender zu studiren bestrebt war. Die Auswahl richtete sich zumeist nach den Angaben Krasser's und A. Fischer's.

A. Bromeliaceen.

Ich stelle diese Gruppe von Objecten voraus, weil bei ihr die Rothfärbung mit Millon's Reagens in unverholzten und schwach

verholzten Membranen besonders intensiv ausfällt, wie auch Krasser und Fischer betonen. Untersucht wurden folgende Arten des Tübinger Gartens: Acanthostachys strobilacea (Hohenbergia str.), Billbergia zebrina, Bromelia bracteata (Aechmea b.), Nidularium Carolinae, Caraguata splendens, Pitcairnia furfuracea, Tillandsia bicolor, Dyckia sulphurea. Die meisten Versuche wurden aber mit Billbergia tinctoria (Macrochordium t.) angestellt, und zwar mit Blattquerschnitten. Wo im Folgenden nicht bestimmte Arten angegeben sind, beziehen sich die Angaben zum Mindesten auf diese Bromeliacee.

Mit Millon's Reagens, nach Krasser's Vorschrift in der Kälte angewandt — durch Erwärmen verdirbt man die Reaction leicht —, erhielt ich auf Blattquerschnitten aller untersuchten Bromeliaceen wenigstens in bestimmten Geweben eine intensive Rothfärbung.

Die Membranen der Schuppenhaare färbten sich nicht, die Aussenwände der Epidermiszellen[1]) gelb oder orange, ihre Seiten- und Innenwände, das Hypoderm und die Wände der nächstangrenzenden Zellen deutlich, meist sehr intensiv, kirschroth bis schwarzroth, ebenso Theile der Gefässbündel; die Sklerenchymbelege und Sklerenchymbündel gelb oder orange. Das Grundparenchym (Wassergewebe, Assimilationsgewebe, Durchlüftungsgewebe) blieb bei den einen Arten (z. B. Acanthostachys strobilacea) fast oder völlig farblos, bei den anderen (z. B. Nidularium Carolinae, Caraguata splendens) färbte es sich deutlich, oft intensiv, rosenroth oder kirschroth.

Die Membranen des Leptom fand ich, im Gegensatz zu Krasser und A. Fischer, meist vollkommen farblos, selten gelblich gefärbt. Verfolgt man die Einwirkung des Reagens unter dem Mikroskop, so zeigt sich eine ganz deutliche Roth- oder Violettfärbung, die aber bald wieder verschwindet. Ich wage nicht zu entscheiden, ob dieses Verschwinden ein wirkliches oder nur ein scheinbares ist, bedingt durch die immer intensiver werdende Membranfärbung der angrenzenden verholzten Zellen, doch hat die letztere Annahme sehr wenig

---

1) Die Epidermiszellen haben bekanntlich (P. Richter, I) vorwiegend auf der Innenseite verdickte Membranen und das oft (z. B. bei Billbergia tinctoria) nur strichförmige Lumen kann leicht übersehen werden. Das verschiedene Verhalten der Innen- und Aussenwand gegen Millon's Reagens zeigt z. B. Dyckia (Fig. 2b, Taf. XXVI) sehr deutlich.

Wahrscheinlichkeit für sich. Die Xanthoproteïnreaction trat ebensowenig wie Millon's Reaction ein, so dass ich nicht an einen Irrthum von meiner Seite glauben kann. Die Leptommembranen anderer Pflanzen (z. B. von Astragalus Cicer) zeigten auch mir mit Millon's Reagens ausgesprochene Röthung[1]).

Die gelbe resp. orange Färbung, die, wie wir sahen, bestimmte Membranen aufweisen, entsteht wahrscheinlich durch ihren Coniferin-Gehalt. Dieser Stoff, dessen Anwesenheit in den betreffenden Membranen durch die Phenol-Salzsäurereaction wahrscheinlich gemacht wird, wird nach meinen mit Krasser's Angaben übereinstimmenden Erfahrungen durch Millon's Reagens gelb gefärbt. — Man könnte vielleicht glauben, die gelbe und orange Färbung bestimmter Membranen weise auf einen geringeren Gehalt desselben Körpers hin, der die Rothfärbung bedingt, indem man auf das Vorkommen aller Uebergänge Werth legen würde. Das Irrige einer derartigen Annahme lässt sich leicht beweisen. Man braucht nur einer sich rothfärbenden Membran mit Eau de Javelle den grösseren Theil des die Rothfärbung bedingenden Stoffes zu entziehen, sie nimmt dann in Millon's Reagens hell rosa, nicht gelbe Färbung an.

Nach Krasser (I, 34) färben sich die verholzten Membranen mit Millon's Reagens auch roth, und zwar in Folge ihres Gehaltes an Vanillin, deshalb könne bei verholzten Membranen aus der Rothfärbung nur unter bestimmten Bedingungen auf einen Gehalt an „Eiweiss" geschlossen werden.

Hierzu ist zunächst zu bemerken, dass der Farbenton, den Vanillin mit Millon's Reagens annimmt, ein ganz anderer ist als der, den die Eiweisskörper und unsere verholzten Membranen zeigen, er ist nämlich tief violett. Krasser (I, 24) giebt zwar an, Vanillin färbe sich in Millon's Reagens intensiv roth mit Stich in's Rothviolette; Nickel (I, 11) erhielt, wie ich, ausgeprägte Violettfärbung, was er (Krasser gegenüber) noch besonders betont.

Schon diese abweichende Färbung macht es wenig wahrscheinlich, dass die Rothfärbung mancher verholzten Membranen durch einen

1) Hier, wie in allen ähnlichen Fällen, habe ich dünnere Schnitte dickeren vorgezogen. Scheint bei den letzteren auch in Folge der grösseren Dicke der wirksamen Schicht die Färbung leichter zu constatiren, so ist es in Wirklichkeit viel schwerer zu beurtheilen, ob sie wirklich der Membran angehört oder nicht.

Vanillingehalt bedingt wird, es lässt sich aber auch direct beweisen, dass sie auf der Anwesenheit eines anderen Körpers beruht.

Vergleicht man nämlich Schnitte durch dasselbe grössere Gefässbündel, von denen die einen mit Millon's Reagens, die anderen mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt wurden, so muss sofort auffallen, dass die Elemente, deren (verholzte) Membranen am stärksten mit Millon's Reagens reagiren, mit jenen, die das Maximum der Verholzung zeigen, gar nicht identisch sind. Ein Blick auf Fig. 1*a* u. *b*, Taf. XXVI zeigt das besser, als eine lange Beschreibung, das Präparat, dem *a* entnommen wurde, war mit Phloroglucin und Salzsäure, das Präparat, dem *b* entnommen wurde, mit Millon's Reagens behandelt worden[1]). Dieselbe ungleiche Vertheilung des Intensitätsmaximum zeigt zuweilen schon die einzelne Membran. Fig. 2*a* u. *b*, Taf. XXVI stellt das Hypoderm und die Epidermis der Blattunterseite von Dyckia sulphurea (im Querschnitt) dar, bei *a* mit Phloroglucin und Salzsäure, bei *b* mit Millon's Reagens behandelt.

Phloroglucin und Salzsäure geben bekanntlich sowohl mit Coniferin als Vanillin Rothfärbungen. Prüft man mit Thallinsulfat, das nach Hegler's (I) Untersuchungen nur mit Vanillin reagiren soll, so erhält man eine Orangefärbung, die in Vertheilung und Intensität genau der Rothfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure entspricht.

Da sich also im verholzten Gewebe die Reactionen mit Phloroglucin und Salzsäure und mit Thallinsulfat einerseits und jene mit Millon's Reagens andererseits gar nicht decken, muss diese letztere (zum Mindesten zum grösseren Theil) durch einen mit Phloroglucin und Salzsäure nicht reagirenden Körper bedingt sein, also nicht durch Vanillin.

Auch Krasser ist zu dem Resultate gekommen, dass in den verholzten Membranen neben Vanillin „Eiweiss“ stecken könne, aber nicht auf diesem nächstliegenden, sicheren Wege, sondern auf einem falschen. Nach ihm färbt sich zwar das Vanillin mit Millon's Reagens auch roth, da aber Phloroglucin und Salzsäure ein „weitaus empfindlicheres“ Reagens auf Vanillin bilden, als Millon's Reagens, so könne es keinem Zweifel unterliegen, dass ausser dem Vanillin noch

1) Der Einfachheit halber sind in der Zeichnung die minimalen Aenderungen im Zellnetz bei beiden direct aufeinanderfolgenden Schnitten unberücksichtigt geblieben.

ein anderer sich röthender Körper — natürlich Eiweiss — in der Membran vorhanden sei, sobald sich diese mit Millon's Reagens intensiver färbe als mit Phloroglucin und Salzsäure.

Nach Krasser kann man sich „leicht“ davon „überzeugen“ (I, 35) und ist es eine „Thatsache“ (II, 216), dass die Combination von Phloroglucin und Salzsäure dem Vanillin gegenüber weitaus grössere Empfindlichkeit besitzt. Diese Behauptung, die die Grundlage der eben mitgetheilten Argumentation Krasser's bildet, ist falsch.

Versetzt man in zwei gleich weiten Reagenscylindern (A und B) je die gleiche Anzahl Tropfen einer 1% alkoholischen Vanillinlösung das eine Mal (A) mit 1 cm^3 Millon's Reagens, das andere Mal (B) dagegen mit einigen Tropfen einer alkoholischen Phloroglucinlösung und 1 cm^3 Salzsäure, so färbt sich die Flüssigkeit im einen Rohre (A) bald tief violett, im andern Rohre (B) dagegen hellroth mit einem Stich in Orange. Natürlich kann man die Intensität dieser zwei verschiedenen Färbungen nicht gut direct miteinander vergleichen, immerhin ist die Violettfärbung gewiss eher auffälliger als die Rothfärbung und man kann deshalb nicht von einer weitaus grösseren Empfindlichkeit der Phloroglucin-Salzsäurereaction sprechen.

Das gleiche Resultat erhält man, wenn man auf Filtrirpapier Tropfen der Vanillinlösung giebt und nach dem Trocknen die einen mit Millon's Reagens, die anderen mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt.

Als Nebenresultat scheint sich mir aus dem bisher Mitgetheilten zu ergeben, dass die Annahme, Vanillin komme ganz allgemein (vorgebildet) in den verholzten Membranen vor, auf recht schwachen Füssen steht.

An und für sich ist ja kein Grund einzusehen, weshalb das Vanillin nicht in den verholzten Membranen vorkommen sollte, da einerseits die Gegenwart des Coniferin ziemlich sicher gestellt zu sein scheint und andererseits manches für die Gegenwart aldehydartiger Körper spricht. Es nahmen aber in allen von mir untersuchten Fällen (Dikotylen, Monokotylen und Gymnospermen) die verholzten Membranen in Millon's Reagens nur Farbtöne an, die zwischen gelb und roth oder braun lagen, violette Töne, die auf

Vanillin hinweisen würden, kamen nie zur Beobachtung. Hin und wieder, z. B. bei Viscum album, näherten sich die Töne überhaupt nicht über das Orange hinaus dem Roth. Dazu kommt noch, dass wir, wie wir sahen, nicht einmal die Rothfärbung, die bald rein, bald durch Combination mit Gelb als Orange auftritt, dem Vanillin zuschreiben könnten, ihrer Vertheilung wegen, auch wenn wir von der Nüance (Roth statt Violett) ganz absehen.

Würde es sich nur um eine Differenz in der Nüance handeln, so könnte man an eine Abänderung des Violett denken, bedingt durch die Gegenwart des Coniferin. So hat Hegler (I, 42) gezeigt, dass man aus dem Unterschied im Farbenton, den crystallisirtes Vanillin und verholzte Membranen mit Phlorogucin und Salzsäure annehmen, nicht (mit Nickel) auf die Abwesenheit des Vanillin schliessen könne, da das gleichzeitig vorhandene Coniferin durch seine eigene Färbung den Ton ändere. Aber diese Annahme lässt sich in unserem Falle direct zurückweisen. Setzt man zur gleichen Anzahl (6) gleich grosser Tropfen einer 1 % Vanillinlösung und einer 1 % Coniferinlösung nach dem Mischen Millon's Reagens (etwa 1 cm^3), so tritt intensive Violettfärbung, wie mit reinem Vanillin, ein. Man kann nun die Coniferinmenge (ohne Zusatz von neuem Reagens) auf's Doppelte und Dreifache der anfänglichen Menge (und des Vanillin's) steigern, ohne eine merkliche Intensitätsabnahme zu bemerken, während weiterer Zusatz von Vanillin das Violett immer dunkler und dunkler werden lässt.

Als Beweis für das Vorhandensein des Vanillins im vorgebildeten Zustande kann natürlich nicht das oft beobachtete und in diesem Sinne verwerthete (z. B. Hegler, I, 52) Auftreten eines Vanillegeruches bei der chemischen Verarbeitung von Holz angesprochen werden. Auch wenn der riechende Körper wirklich Vanillin ist, so fragt es sich immer noch, ob dieses nicht erst durch die chemischen Eingriffe bei der Verarbeitung aus dem Coniferin gebildet wird. Die angeführte Erfahrung spricht eher gegen das Vorgebildetsein des Vanillin als für dasselbe.

Einen wirklichen Beweis könnte nur die von Hegler entdeckte Vanillinreaction mit Thallinsulfat abgeben, wenn dieses nur mit Vanillin reagiren sollte. Dem gegenüber scheint es mir aber viel wahrscheinlicher zu sein, dass wir es dort, wo die Thallinsulfatreaction in den verholzten Membranen auftritt, mit einem anderen, vielleicht noch

ganz unbekannten Körper zu thun haben, als dass die Violettfärbung des Vanillins mit Millon's Reagens ganz ausbleiben sollte.

Die andere noch mögliche Annahme, das Thallinsulfat bilde ein so viel empfindlicheres Reagens auf Vanillin als das Millon'sche Reagens, dass es noch dort deutliche Färbungen hervorrufe, wo dieses versage, erweist sich bei einiger Ueberlegung nicht annehmbar.

Es ist hier nicht der Platz, weiter auf diese Fragen einzugehen, das Gesagte mag genügen, um für die verholzten Membranen die Anwesenheit des Vanillin's im vorgebildeten Zustande zum mindesten sehr fraglich erscheinen zu lassen. Zu demselben Resultat ist auch Nickel gekommen, freilich auf einem Wege, dessen Unzulänglichkeit Hegler dargethan hat, und selbst Singer (I, 352) dachte wenigstens an die Möglichkeit, dass das Lignin ein hochzusammengesetzer Körper sein und beim Erhitzen im Wasser successive Vanillin abspalten könnte.

Da die Rothfärbung mit Millon's Reagens nicht ausreicht, einen Stoff als Eiweiss zu charakterisiren, indem dieses nur eine bestimmte Atomgruppe nachweist, die nicht allein im Eiweiss vorkommt, so wollte Krasser ein weiteres Reagens anwenden, das eine andere Atomgruppe im Eiweissmolecül anzeigt. Ein mit Millon's Reagens und diesem Reagens erhaltenes positives Resultat würde dann die Wahrscheinlichkeit, das untersuchte Object enthalte Eiweiss, gewiss sehr steigern, ein absoluter Beweis wäre damit noch nicht erbracht.

Brücke hatte zu diesem Behuf die Biuretreaction empfohlen. Da aber Kupfersulfat und Kalilauge bei den Zellmembranen offenbar nur negative Resultate lieferten, so suchte Krasser (I, 18) nach einem anderen, zweckdienlicheren Reagens und glaubte es im Alloxan gefunden zu haben.

Gegen die Brauchbarkeit des Alloxan als Eiweissreagens sind von Klebs (I, Sp. 699) starke Zweifel ausgesprochen worden, die Krasser entkräftet zu haben meint (II, Sp. 212). Auch Nickel (I, 92) erklärt das Reagens als brauchbar, Strasburger (I, 51)

dagegen als wenig brauchbar, „auch bei unzweifelhaftem Vorhandensein von Eiweisskörpern".[1])

Es war daher durchaus nöthig, das Verhalten des Alloxan gegen Eiweisskörper einer erneuerten Untersuchung zu unterziehen, ehe ich es in einem zweifelhaften Falle, wie es das Membraneiweiss ist, anwenden konnte. Ueber die Ergebnisse werde ich an anderer Stelle berichten, hier sei bemerkt, dass man unter gewissen Bedingungen in der That eine Reaction der Eiweisskörper beobachten kann, die aber höchst wahrscheinlich keinen organischen Atomcomplex im Eiweissmolecül anzeigt, sondern einen begleitenden Körper, der sich mit Wasser ausziehen lässt.

Bei den untersuchten Bromeliaceen erhielt ich bei wiederholten Versuchen auch unter den Umständen keine Membranfärbung, bei denen Schnitte, die wirklich Eiweissstoffe in beträchtlicher Menge enthielten (Vegetationspunkte, Endosperme mit Proteïn-Krystalloïden), die besten Resultate ergaben. Frische, abgekochte und mit Alkohol extrahirte Blattquerschnitte verhielten sich völlig übereinstimmend.

Mit Alloxan lässt sich also, entgegen den Behauptungen Krasser's, kein Eiweissgehalt der Membranen nachweisen, auch wenn eine damit auftretende Rothfärbung wirklich auf die Anwesenheit von Eiweiss deuten würde.

Bei Ausführung der Xanthoproteïnsäure-Reaction erhält man die Gelbfärbung der Membranen so über die Gewebe vertheilt, dass der Rothfärbung mit Millon's Reagens die intensivere, der — auf Coniferin deutenden — Gelbfärbung die schwächere entspricht. Die Gelbfärbung ist im Grundparenchym besonders deutlich, das Leptom bleibt bei dünneren Schnitten völlig farblos, an dickeren wird es, wohl nur scheinbar durch den Zellinhalt, gelblich gefärbt, jedenfalls schwächer als die verholzten Membranen.

Das Raspail'sche Reagens giebt kein positives Resultat. Die Schwefelsäure allein ruft eine reine Gelbfärbung hervor, am intensivsten in den Innenwänden der Epidermiszellen, schwächer in den Membranen der Sklerenchymzellen und im Gefässbündel, und

1) Auch de Wèvre (I) scheint dem Alloxan keine Bedeutung als Eiweissreagens zuzuschreiben, wenigstens wird es in dem mir allein zugänglichen Referat gar nicht erwähnt.

zwar gleichmässig, ohne Bevorzugung der mit Millon's Reagens sich stärker färbenden Theile; das Leptom bleibt farblos. — Wirkt dieselbe Säure auf Schnitte ein, die nach Behandlung mit Alkohol 24 Stunden in concentrirter Zuckerlösung gelegen haben, so tritt zunächst dieselbe Gelbfärbung auf, wie mit Schwefelsäure allein. Während dann allmählich der plasmatische Zellinhalt schöne Rosafärbung annimmt, werden die Membranen des Hypoderm und der Sclerenchymzellen meist wieder farblos. Zuweilen tritt eine Rothbraunfärbung auf, wie sie die Schwefelsäure allein auch hervorbringen kann. Ausserdem werden die Membranen der Schuppenhaare, die weder mit Millon's Reagens noch mit Salpetersäure eine Färbung annehmen, deutlich rosenroth, ein Beweis, wie vorsichtig ein positives Resultat mit Raspail's Reagens weiter geprüft werden muss.

Wir kommen nun zur Reaction mit Kupfersulfat und Kalilauge. Die verwandte 50procentige Kalilauge rief für sich allein in den Epidermisinnenwänden intensive Gelbfärbung hervor, das Hypoderm wurde schwächer gelb, die Sklerenchymbündel und Sklerenchymbelege blieben bei dünneren Schnitten farblos, bei dickeren trat schwache Gelbfärbung ein, die Membranen der Gefässbündel, die mit Millon's Reagens roth wurden, färbten sich intensiv gelb.

Dünne, mit Alkohol extrahirte Schnitte wurden längere Zeit (meist 24 bis 48 Stunden) in concentrirte Kupfersulfatlösungen gelegt, mehrere Secunden lang in viel Wasser abgespült und in einen Tropfen der 50procentigen Kalilauge gebracht. Dann färbten sich die Epidermisinnenwände gelb bis grüngelb, die Membranen des Hypoderm, der Sklerenchymbelege und Sklerenchymbündel blau, während die Membranen des Grundparenchym farblos blieben. Jene Membranen im Gefässbündel, die mit Millon's Reagens Rothfärbung annehmen, wurden grün, theils mehr blaugrün, theils mehr gelbgrün. Die Membranen des Leptom blieben völlig farblos. Erwärmen bis zum Aufkochen änderte nichts.

Die Membranen zeigten also nur die von Sachs (I, 6) als Cellulose-Reaction betrachtete Blaufärbung, die sich an bestimmten Stellen mit der durch die Kalilauge allein hervorgerufenen Gelbfärbung zu Grün verbindet. Es muss dahingestellt bleiben, ob die Deutung, die Sachs der Reaction gab, richtig ist, sicher ist, dass sie nicht durch die Anwesenheit eines Eiweisskörpers bedingt sein kann.

Die Blaufärbung tritt nämlich eben so gut an Schnitten auf, die 24 Stunden und länger mit Eau de Javelle behandelt worden waren, sie ist noch hervorrufbar, wenn die Ligninreactionen in den vorher verholzten Membranen versagen.

Löw und Bokorny (I, 58) geben an, dass man im Plasma völlig ausgebildeter Zellen nach einer Vorbehandlung mit Kalilauge die (sonst ausbleibende) Biuretreaction erhalten könne. Ich erhielt bei meinen mit Alkohol extrahirten Schnitten genau dieselbe Reaction, ob ich sie vorher mit Kalilauge behandelte oder nicht.

Werden mit Alkohol extrahirte Blattquerschnitte in concentrirte Salzsäure gelegt, so tritt zunächst eine Gelbfärbung der meisten Membranen auf: die Epidermisinnenwände zeigen die intensivste Färbung, die Membranen des Hypoderm, des Grundparenchym, der Sklerenchymbündel und der Sklerenchymbelege färben sich gelblich, im Gefässbündel jene Membranen, die mit Millons Reagens am stärksten roth werden, am deutlichsten, die des Leptom gar nicht. Erhitzt man nun das Präparat bis zum Sieden, so wandelt sich die Gelbfärbung der Membranen, jene der Epidermis ausgenommen, in ein zartes Rothorange um.

Deutet diese schwache Rothfärbung auf einen Eiweissgehalt?

Krasser (I, 5) erklärt die Reaction mit Salzsäure für unbrauchbar bei microchemischen Untersuchungen, ihrer geringen Empfindlichkeit halber. Die Lösungen fester Eiweissstoffe in Salzsäure erschienen ihm unter dem Mikroskop farblos, ebenso lösten sich Vitellinkrystalle ohne genügende Intensität der Färbung auf. Histologisch hat Krasser die Reaction gar nicht geprüft.[1])

Erhitzt man Querschnitte durch das Endosperm von Ricinus in concentrirter Salzsäure, so beginnen sie sich bald, von den Rändern aus, violett zu färben. Die mikroskopische Untersuchung zeigt zuäusserst violette Flüssigkeit zwischen den ausgetretenen Oeltropfen, dann violette Klumpen oder Tropfen in den Zellen, weiterhin die Aleuronkörner, jedes für sich, deutlichst violett gefärbt und zu

---

1) Da Bastzellen und Baumwolle Eiweisslösungen gar nicht (oder nur spurenweise) imbibiren, haben natürlich die negativen Resultate gar keine Bedeutung, die Krasser mit Leinenfasern und Baumwolle erhielt, die er mit „Eiweisslösungen imprägnirt" hatte.

innerst, um den noch unveränderten Theil des Schnittes, eine Zone, in der die Aleuronkörner erst röthlich gefärbt sind. Ebenso deutliche, unter dem Mikroskop noch bei ziemlich starken Vergrösserungen controlirbare Rothfärbungen beobachtete ich im Endosperm von Pinus Pinea, im Plasma der Wurzelspitzen von Allium Cepa und Vicia Faba, der Stammspitzen von Vicia Faba und Zea Mays.

Dass bei Ricinus und Pinus die Färbung durch den Eiweissgehalt bedingt wird, kann keinem Zweifel unterliegen, und auch für die anderen Objecte liegt kein Grund vor, etwas anderes anzunehmen. Auf dem Querschnitt durch das Herz einer etiolirten Keimpflanze von Zea Mays nimmt die Intensität der Plasmafärbung bei den verschieden alten, von innen nach aussen aufeinander folgenden Blättern bei der Salzsäurereaction genau so ab, wie bei der Millon'schen Reaction. — Der Ausfall der Reaction scheint übrigens durch Nebenumstände beeinflusst zu werden, so durch den Grad des Erhitzens.

Meine Versuche zeigen also, dass sich die Salzsäure recht wohl als mikrochemisches Reagens auf Eiweiss verwenden lässt. Dass Krasser zu negativen Resultaten gelangte, erklärt sich ungezwungen durch die ungünstigen Bedingungen, unter denen bei ihm die Salzsäure auf die Eiweissstoffe wirkte. Es scheint ja immer die Lösung zu sein, die sich färbt, die Lösung diffundirt aber offenbar nicht sehr schnell aus den Zellen heraus. Bei den Versuchen Krasser's war die Menge Salzsäure zu gross im Verhältniss zur Menge der Eiweissstoffe.

Es könnte also die bei unseren Bromeliaceen beobachtete Membranfärbung recht wohl auf einen Eiweissgehalt hindeuten. Dass dies aber nicht der Fall ist, zeigt das Verhalten von Schnitten, die so lange in Eau de Javelle gelegen hatten, dass Millon's Reagens keine Rothfärbung mehr hervorrufen konnte. In concentrirter Salzsäure trat hier in den Membranen noch genau dieselbe Reaction auf, wie in den gleichzeitig untersuchten und nur mit Alkohol ausgezogenen Schnitten. — Ausserdem spricht schon die Vertheilung der Rothfärbung über die Membranen eines Schnittes gegen diese Annahme, wenn wir die Rothfärbung mit Millon's Reagens als Maassstab für den allenfallsigen Eiweissgehalt nehmen. Decken sich einerseits die beiden Reactionen in den Membranen des Gefässbündels

ungefähr, so verhalten sie sich andererseits bei Sklerenchymbündeln und Hypoderm gerade entgegengesetzt.

Worauf beruht nun die Rothfärbung? Sie ist bereits vielfach beobachtet worden, z. B. schon mehrfach von Mulder; Krasser suchte sie im Anschluss an Wiesner durch einen gleichzeitigen Gehalt der Membranen an Coniferin (und Vanillin) und Phloroglucin (Brenzkatechin etc.) zu erklären, also als „Ligninreaction".

Die Möglichkeit, dass die Rothfärbung in dieser Weise zu Stande kommt, ist natürlich ohne Weiteres zuzugeben. Da die intensivste, mit Salzsäure allein beobachtbare Röthung nicht stärker ausfällt als die schwächste mit Phloroglucin- und Salzsäure in denselben Membranen erzielbare, so ist auch darin kein zwingender Grund gegen obige Annahme zu finden, dass die Vertheilung der Intensität sich in beiden Fällen gar nicht deckt. Denn der Grad der Färbung, der mit Salzsäure allein eintritt, wäre natürlich ebensogut abhängig vom Phloroglucingehalt der Membran als von deren Coniferingehalt; die Vertheilung des Phloroglucin in den Membranen lässt sich aber zur Zeit nicht recht nachweisen, so dass man jede beliebige Annahme machen kann. Ohne mich des Näheren über diese Verhältnisse auszulassen, will ich nur bemerken, dass die Rothfärbung der Membranen mit Salzsäure vielleicht doch in anderem Sinne zu erklären ist, als es Wiesner und seine Schule thun.

Schliesslich will ich noch die Resultate anführen, die ich mit den neuerdings von Reichl und Mikosch (I) empfohlenen Eiweissreactionen erhalten habe. Sie müssen uns um so mehr interessiren, als sie sich nach den Angaben der Verfasser auch zum Nachweis des „Dermatoplasma" eignen sollen. Sie wollen nämlich bei ganzen vier Objecten in einzelnen Gewebetheilen positive Resultate erhalten haben. — Ich verwandte hauptsächlich Salicylaldehyd, Vanillin und Piperonal, genau in der vorgeschriebenen Weise.

Mit Salicylaldehyd erhielt ich bei Eieralbumin und Fibrin Blaufärbung, die sich bei dem Fibrin mit dem schon vorhandenen Gelb zu einem tiefen Grün combinirte. Bei den Schnitten aus dem Blatte von Billbergia tinctoria beobachtete ich an bestimmten Membranen ebenfalls Blaufärbung, die stellenweise durch das Gelb, das die verdünnte Schwefelsäure für sich allein hervorrief, zu Grün

wurde. Die Epidermisinnenwände wurden grüngelb, die Membranen des Hypoderm, der Sklerenchymbündel und Sklerenchymbelege hellblau, jene Membranen der Gefässbündel, die sich mit Millon's Reagens röthen, gelbgrün bis blaugrün, das Leptom blieb farblos.

Bei Verwendung einer alkoholischen Vanillinlösung trat bei Eiweiss und Fibrin, sowie bei Schnitten durch das Endosperm von Ricinus Rothfärbung auf, die allmählich in Violettroth überging. Bei den Blattquerschnitten von Billbergia trat zwar in dem Plasma der Zellen eine mehr oder weniger intensive Rothfärbung auf, die Membranen färbten sich von Anfang an blau oder mehr und weniger grün, genau wie bei Verwendung von Salicylaldehyd. Mit Piperonal erhielt ich ganz ähnliche Resultate.

Nach einiger Zeit liess sich zuweilen ein Umschlagen der Blaufärbung der Membranen in's Röthliche beobachten, dieselbe Rothfärbung liess sich durch Schwefelsäure und Ferrisulfat in anderer Concentration auch direct erhalten.

Deutet die Blaufärbung auf einen Eiweissgehalt der Membranen?

Zunächst muss auffallen, dass bei der Verwendung verschiedener Aldehyde, die bei demselben Eiweisskörper verschiedene Farbentöne hervorrufen, doch immer dieselbe Blaufärbung erhalten wird, so lange das Uebrige ganz gleich bleibt. Dies spricht jedenfalls nicht gerade dafür, dass Eiweisskörper die Ursache der Reaction bilden.

Dann ist zu beachten, dass gerade jene Theile des Gefässbündels, die sich mit Millon's Reagens am intensivsten färben, schwächer reagiren als jene, die sich mit Phloroglucin und Salzsäure am intensivsten färben. Ebenso muss die verhältnissmässig intensivere Bläuung der Membranen der Sklerenchymbündel jenen des Hypoderm gegenüber auffallen.

Schliesslich ist die Durchtränkung der Membranen mit einem Aldehyd gar keine integrirende Vorbedingung für das Zustandekommen der Reaction. Schwefelsäure und Ferrisulfat, wie sie bei Ausführung der Reichl'schen Reactionen zur Anwendung kommen, riefen bei Schnitten, die statt mit der alkoholischen Aldehydlösung nur mit dem Alkohol allein behandelt worden waren, genau dieselbe Färbung hervor, sowohl was die Vertheilung der Intensität als was die Nüance anbetraf. Die Intensität selbst war etwas geringer.[1]) Schwefelsäure

1) Man könnte diese Reaction mit Schwefelsäure und Ferrisulfat für sich allein als Eiweissreaction deuten wollen. Bei dem angenommenen und auch ziem-

von stärkerer Concentration, mit Ferrisulfat versetzt, gab direct oder durch blaue Töne Rothfärbungen.

Die Reaction dürfte also nicht als Eiweissreaction zu deuten sein. Es fragt sich dann, wie sie aufzufassen sei. Da nun, wie ich feststellen konnte, Coniferin (mit Salicylaldehyd und ohne dasselbe) mit Schwefelsäure und Ferrisulfat eine blaue, violette oder rothviolette Lösung giebt und die Coniferinreaction (mit Phenol und Salzsäure) und die beobachtete Blaufärbung sich ungefähr decken, so halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass es sich um eine Coniferinreaction handelt.

Reichl und Mikosch wollen gerade an den Epidermismembranen von Billbergia mit Salicylaldehyd und Schwefelsäure deutliche Eiweissreaction beobachtet haben (I, 36). Zunächst muss schon die Beschränkung der Reaction Wunder nehmen, da doch die Membranen des Hypoderm und jene von Theilen der Gefässbündel nach Ausweis der Millon'schen Reaction mindestens ebenso grosse Mengen des hypothetischen Eiweisskörpers enthalten. Dass meine Bemühungen, bei Billbergia tinctoria die Eiweissreaction zu erhalten, negativ ausfielen, wurde eben angegeben, mit Billbergia zebrina erhielt ich keine besseren Resultate. Der Farbton, den die Verfasser beobachteten, wird nicht angegeben, bei andern Objecten aber bald als violett, bald als blau bezeichnet. Ich glaube, dass die Verfasser den auch mit Schwefelsäure und Ferrisulfat allein auftretenden, blauen Ton (Coniferinreaction) beobachteten und ihn als Eiweissreaction deuteten.

Von verschiedenen Seiten [Kohl (I), Mangin, Buscalioni (vor allem I, III), Wiesner (VII, 144)] wurden auch Anilinfarbstoffe als mikrochemische Reagentien auf Dermatoplasma oder Membran-

---

lich wahrscheinlich gemachten Gehalt der verholzten Membranen an einem Aldehyd (gewöhnlich als Vanillin bezeichnet) könnten ja, falls ausserdem noch Eiweisskörper in der Membran vorhanden wären, durch Zusatz von Schwefelsäure und Ferrisulfat allein schon die Bedingungen zum Eintritt der Reichl'schen Reaction gegeben sein.

Da jedoch das Aldehyd und der fragliche (Eiweiss-)Stoff nicht gleichsinnig über die Membranen vertheilt sind (wie der Vergleich der Phloroglucinreaction mit der Millon'schen Reaction lehrt), da ferner schon ganz geringe Aldehydmengen zum Gelingen der Reaction ausreichen, so müsste sich die Intensität der Färbung, die Schwefelsäure und Ferrisulfat allein hervorbringen, nach der Vertheilung des Eiweisskörpers richten. Sie richtet sich aber nach der Ligninreaction.

eiweiss angesprochen. Dabei ging man immer, bewusst oder unbewusst von der falschen Vorstellung aus, die Entscheidung darüber, ob ein bestimmter Farbstoff von einer bestimmten Membran gespeichert werde oder nicht, hänge einzig von der chemischen Beschaffenheit der Membran ab. Ich selbst habe (für Congoroth und Bastzellmembranen) gezeigt, dass durch mechanische Eingriffe (Quetschen) die Fähigkeit, einen Farbstoff aufzunehmen, sehr gesteigert werden kann (II, 314). Den gleichen Effect erzielt man oft mit Quellungsmitteln oder Macerationsmitteln (II, 310) und obschon dies letztere Verhalten, wenn auch gezwungen, auf die chemischen Eingriffe zurückgeführt werden kann, so beweist es doch zur Genüge, dass wir nicht versuchen dürfen, aus dem starken Speicherungsvermögen einer Membran einem Farbstoff gegenüber (z. B. Congoroth) einen Eiweissgehalt wahrscheinlich zu machen.

Meine speciellen Versuche mit den am häufigsten als Plasmareagentien angewandten Farbstoffen (Nigrosin, Anilinblau, Congoroth, Vesuvin) lehrten mich nur die völlige Unbrauchbarkeit derartiger Methoden. Besonders deutlich zeigte sich das, als Schnitte gefärbt wurden, die mit Eau de Javelle so lange behandelt worden waren, dass mit Millon's Reagens die Rothfärbung der Membranen völlig unterblieb: es trat mit Congoroth, Anilinblau und Nigrosin genau dieselbe Färbung auf, wie wenn die Schnitte gar nicht behandelt worden wären. Dies genügt, um zu zeigen, dass der fragliche die Reaction mit Millon gebende Stoff nicht die Ursache sein kann, dass die ihn führenden Membranen die betreffenden Anilinfarben speichern.

Ich verkenne nicht, dass es nach eingehenderen Untersuchungen vielleicht einmal möglich sein wird, Anilinfarben mit einiger Sicherheit als mikrochemische Reagentien zu benützen, diese Zeit ist aber noch nicht gekommen.[1])

---

1) Jüngst wurden von de Wèvre (I) in einer mir nur aus einem Referat (Botan. Centr.-Blatt, Bd. LVIII, S. 203) bekannt gewordenen Mittheilung unter Anderem Eosin in wässeriger Lösung und Picrinsäure zum Nachweis der Proteïnstoffe empfohlen. Beide gaben bei Blattquerschnitten von Billbergia im Grossen und Ganzen dieselbe Vertheilung der Färbung über die Membranen (der Intensität nach), wie Salpetersäure und Ammoniak, d. h. die verholzten Membranen färbten sich auch. Im Gefässbündel trat deshalb der Unterschied zwischen den Bastbelegen und den ebenfalls dickwandigen, zwischen Gefässen und Leptom liegenden Zellen nicht auffällig hervor.

Die Farbenreactionen auf Eiweiss liefern also in unserem Falle widersprechende und deshalb ganz unbrauchbare Ergebnisse. Den positiven Resultaten mit Millon's Reagens und mit Salpetersäure stehen die negativen Resultate mit Schwefelsäure und Zucker, mit Kupfersulfat und Kalilauge, mit den Reichl-Mikosch'schen Reagentien, mit Salzsäure und, wenn man will, mit Alloxan gegenüber. Diese negativen Resultate haben natürlich nicht alle dieselbe Bedeutung, wichtiger erscheinen mir vor allem die beiden ersten.

Krasser hat die Raspail'sche Reaction trotz ihrer Empfindlichkeit verworfen, und zwar aus zwei Gründen: einmal, weil sie auch mit einer ganzen Reihe von Körpern eintrete, die nicht zu den Eiweissstoffen gehören, und dann, weil sie nicht bei allen Eiweissstoffen eintrete. Der erste Grund ist hier, wo es sich um die Verwerthung eines negativen Resultates handelt, natürlich bedeutungslos, der zweite Einwurf scheint mir nicht genügend begründet zu sein. Von dem, soviel ich weiss, einzigen „Eiweisskörper", der die Reaction nicht giebt, dem Rhodospermin, ist die Zugehörigkeit zu dieser Körpergruppe doch lange nicht sicher gestellt, wie Zimmermann (II, § 395) mit Recht hervorhebt. Nach Krasser selbst (I, 22) giebt es auch die Xanthoproteïnreaction nur sehr schwach und wird mit Millon's Reagens nur bräunlich-gelb.

Die Reaction mit Kupfersulfat und Kalilauge wurde von Krasser wegen zu geringer Empfindlichkeit verworfen. Nach den von Krasser mitgetheilten Angaben F. Hofmeister's lässt sich 1 Gewichtstheil Eiweiss durch Millon's Reagens oder Salpetersäure noch in 20 000 Theilen Lösung nachweisen, durch die Biuretreaction in 2000 Theilen, also nur in einer 10 mal stärkeren Lösung. Bedenkt man aber, dass die Intensität der Rothfärbung, die man in unseren Fällen mit Millon's Reagens erhält, oft jener einer gleich dicken Lamelle aus reinem Eiweiss gleichkommt (S. 616), so kann man es nicht wagen, die negativen Ergebnisse, die man mit der Biuret-Reaction erhält, durch die geringe Empfindlichkeit des Reagens, d. h. durch die zu geringe Menge des reagirenden Stoffes, erklären zu wollen.

Beachtenswerth scheint mir auch das negative Resultat zu sein, das man mit den Reichl-Mikosch'schen Reactionen erhält, denn diese, vor allem die Reaction mit Vanillin, scheinen mir wirklich brauchbar zu sein.

Gegen die Verwerthung negativer Resultate hat Krasser (I, 35) und später Wiesner (VI, 191) geltend gemacht, dass die Anwesenheit dritter Körper das Eintreten der Reactionen verhindern könne, und Krasser hat als Beispiel die so empfindliche Reichel'sche Glycerinreaction angeführt, die versagt, wenn eine Spur von Zucker vorhanden ist. Die Möglichkeit des Ausbleibens einer Reaction aus einem solchen Grunde kann nicht bestritten werden. Soll aber unter den obwaltenden Verhältnissen ein derartiger Einwand Berücksichtigung finden, so muss diese Empfindlichkeit speciell für das verwandte Reagens gezeigt werden, und dies ist nicht geschehen[1]). Sonst könnte man ja jeden negativen Ausfall einer Reaction einem ganz beliebig supponirten Körper zuschreiben, und es wäre das Nichtvorhandensein eines Körpers mikrochemisch gar nicht mehr zu beweisen.

Das Hauptgewicht lege ich aber auf das Ausfallen einer ganzen Reihe der verschiedensten Reactionen (Raspail'sche R., Biuret-R., Reichl'sche R., Salzsäure-R.). Würde nur die eine oder andere ausfallen, so könnte man schliesslich versuchen, die Gegenwart eines störenden Körpers wahrscheinlich zu machen, auch wenn sie unbewiesen bleiben müsste. Mit jedem weiteren negativen Resultat fällt aber die Wahrscheinlichkeit für ein solches Verhalten, bis sie fast null wird.

Da die Reactionen, die unsere Bromeliaceenmembranen zeigen (mit Millon's Reagens und Salpetersäure), nicht den Eiweisskörpern allein zukommen und eine ganze Reihe mehr oder weniger charakteristischer Reactionen nicht erhalten werden können, so liegt schon jetzt die Annahme sehr nahe, dass es sich nicht um die Anwesenheit von Eiweisskörpern handelt. Um sicher zu gehen, können wir noch einige andere Verhältnisse zur Beurtheilung heranziehen, so die Löslichkeitsverhältnisse.

Bei den einschlägigen Versuchen wurde auf die Abnahme und das Verschwinden der fraglichen Körper nur mit Millon's Reagens, als dem empfindlichsten Reagens, geprüft.

---

1) Auf den missglückten Versuch Wiesner's, eine solche Empfindlichkeit für das Millon'sche Reagens zu beweisen, komme ich gleich zurück (S. 612).

Einen sehr naheliegenden Versuch hat bereits A. Fischer (I, 428) ausgeführt, indem er Schnitte aus Nidularium-Blättern bis 6 Tage in Verdauungsflüssigkeiten verweilen liess und dann mit Millon's Reagens prüfte: er fand das Färbungsvermögen der Membranen unverändert. Von den Wienern wurde, so viel ich fand, diese sehr wichtige Angabe in der Discussion mit Stillschweigen übergangen, jedenfalls von Wiesner in seinen überaus scharfen Entgegnungen.

Nach meinen mehrfach wiederholten Versuchen kann ich die Angaben Fischer's nur durchaus bestätigen. Die Versuche wurden mit zarten Querschnitten aus den Blättern verschiedener Bromeliaceen[1]) angestellt, die gewöhnlich frisch, zuweilen aber auch nach vorhergehender Extraction mit Alkohol zur Verwendung kamen. Als Verdauungsflüssigkeiten benutzte ich sowohl Glycerin-Pepsin als Glycerin-Pancreatin, beide von Dr. Grübler bezogen, in der von Zimmermann (II, § 233 und 234) angegebenen Weise (bei 40° C.). Zur Controle wurden stets Schnitte gleichlang unter den gleichen Verhältnissen in 0,2% Salzsäure und 0,2% Kalilauge gehalten. Selbst nach 7tägiger Einwirkung der Verdauungsflüssigkeiten konnte ich beim Vergleich mit frischen, gleich dicken Schnitten keine Abnahme des Färbungsvermögens constatiren, soweit die Membranen in Betracht kamen. Dünne Schnitte aus dem Herzen eines Triebes (von Pitcairnea), bei denen sich sonst der Plasmainhalt intensiv mit Millon's Reagens färbte, gaben schon nach einem Aufenthalt von 24 Stunden im Plasma keine Reaction mehr, gleichgültig, ob sie in der Pepsinlösung oder in der 0,2% Salzsäure allein verweilt hatten. Die Verdauungsflüssigkeiten wurden, nach Abschluss der Versuche, noch mit gequollenem Fibrin geprüft und stets wirksam befunden.

Von weiteren Flüssigkeiten, die das Färbungsvermögen der Membranen unverändert liessen, erwähne ich noch: 1% und 2% Kalilauge (die letztere selbst nach 12 Tagen); concentrirte Essigsäure, kalt und kochend; Phosphorsäure (mit 14,7 Theilen wasserfreier Säure); rauchende Salzsäure, auch nach kurzem Kochen; kochender Aether und kochendes Chloroform.

---

1) Acanthostachys strobilacea, Billbergia tinctoria und zebrina, Bromelia bracteata, Nidularium Carolinae, Pitcairnea furfuracea, Tillandsia bicolor.

Dagegen stellte sich Eau de Javelle als Lösungsmittel heraus. Ein Aufenthalt von 15 Minuten in der starken Lösung genügte, um den Membranen dünnerer Schnitte die Fähigkeit zu rauben, auch nach sorgfältigstem Auswaschen, mit Millon's Reagens andere als schwache Töne anzunehmen, die zwischen orange und gelb schwankten, je nachdem die Färbung vom Coniferin allein oder ausserdem noch von den Resten des problematischen Körpers herrührte, der die intensive Rothfärbung des frischen Schnittes bedingt[1]).

Mit schwächerer Eau de Javelle gelingt es, das Plasma im Wesentlichen aus den Zellen zu entfernen, ohne die Färbungsfähigkeit der Membranen sehr merklich abzuschwächen. Ich erreichte dies, indem ich 1 Volumen Eau de Javelle mit 9 Volumina destillirtem Wasser mischte und dies Gemisch 15 Minuten lang einwirken liess[2]). Auf diesem Stadium der Einwirkung waren die in Mehrzahl in den Chloroplasten vereinigten Stärkekörner durch das Weglösen des Stroma schon isolirt.

Die Eau de Javelle musste offenbar die „eiweisshaltigen" Wände passiren, um das Plasma aus den Zellen herauslösen zu können, dabei blieb das Membran-„Eiweiss" fast unangegriffen! Das liesse sich nur begreifen, wenn es irgendwie in der Membran festgehalten würde, wie es z. B. mit den die Ligninreaction bedingenden Stoffen wirklich der Fall ist. Dies scheint mir jedoch ausgeschlossen zu sein, wegen des Charakters der Eiweisskörper an und für sich, zusammengehalten mit den gleich zu besprechenden entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen. Jedenfalls aber setzt dies Verhalten eine viel innigere Durchdringung der Membranen mit den fraglichen Körpern — mögen es nun Eiweissstoffe sein oder nicht — voraus, als sie die Annahme Wiesner's erlaubt, nach der das

---

1) Das Coniferin ist nach so kurzer Einwirkung der Eau de Javelle noch nicht entfernt, wie die Reaction mit Phenol und Salzsäure zeigt. — Imbibirt man mit Alkohol extrahirte, ausgetrocknete Schnitte mit Eau de Javelle und trocknet rasch mit Fliesspapier ab, so färben sich die Membranen mit Millon's Reagens noch intensiv, obwohl sie nun natürlich viel Eau de Javelle enthalten. Dies beweist, dass das Eintreten von der Reaction nicht etwa durch Spuren von Eau de Javelle verhindert werden könnte, die trotz des 24stündigen Auswaschens mit fliessendem Wasser in der Membran zurückgeblieben sein könnten.

2) Bei der ungleichen Wirksamkeit der Eau de Javelle von verschiedener Provenienz kann diese Angabe nur einen ungefähren Fingerzeig abgeben für den, der den Versuch wiederholen will.

Eiweiss einen integrirenden Theil der Plasmastränge und Plasomen bildet, die in der Zellwand stecken sollen. Die volle Würdigung kann das Verhalten erst später finden, wenn es sich um die Beantwortung der Frage handelt, ob Protoplasma in der Membran steckt.

Bekanntlich existiren die meisten Eiweissstoffe in zwei Modificationen, einer löslichen und einer unlöslichen, speciell gilt dies vom Eiweiss im engeren Sinne. In der löslichen Modification befindet es sich im lebenden Organismus und wird durch verschiedene Eingriffe in den unlöslichen Zustand übergeführt. Der Körper in unseren Bromeliaceen-Membranen lässt jedenfalls keine solchen Modificationen unterscheiden. Eau de Javelle zerstört ihn gleich schnell, mag sie auf frische Membranen einwirken oder auf solche, die acht Tage in absolutem Alkohol gelegen hatten. Verdünnte Kalilauge, concentrirte Essigsäure sind frischen Schnitten gegenüber nicht wirksamer als gegen lange mit Alkohol behandelte.

Keines der Ergebnisse unserer Untersuchung der Löslichkeitsverhältnisse unterstützt die Annahme, es handle sich um Eiweisskörper in den Membranen, die Mehrzahl widerspricht ihr mehr oder weniger entschieden.

Das bisher Mitgetheilte bezieht sich auf die Membranen des ausgewachsenen Blattes. Die entwicklungsgeschichtlichen Fragen habe ich bei Caraguata splendens, Billbergia tinctoria und vor allem bei Pitcairnea furfuracea verfolgt. Ich bin dabei zu demselben Resultat gelangt, wie A. Fischer (I, 427), der Nidularium untersuchte.

In der weissen Zuwachszone am Grunde junger Blätter tritt in den Membranen mit Millon's Reagens keine deutliche Färbung ein, während der plasmatische Zellinhalt sich intensiv ziegelroth färbt. Ob die Membranen absolut farblos bleiben oder sich sehr schwach färben, lässt sich bei ihrer Zartheit und der intensiven Färbung des Plasma nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Mir schienen die jüngsten Stadien eher völlig farblos zu sein.

Nach Wiesner ist das freilich „ganz unrichtig, wie man sich namentlich durch Vorbehandlung der Schnitte mit Chlorwasser überzeugen kann". Immerhin muss auch er zugeben, dass „manchmal"

in erwachsenen Membranen die Reaction mit Millon's Reagens intensiver auftritt als in jugendlichen Membranen (Wiesner soll doch einen Fall namhaft machen, wo das Umgekehrte der Fall ist!), trotzdem den jüngeren Membranen ein grösserer Plasmagehalt supponirt wird, als den älteren. Das soll sich aber aus der „Activität" des jüngeren Plasma überhaupt und also auch des Membranplasma erklären, „da gerade actives Plasma relativ reich an reducirenden Substanzen ist, welche, wie ich oben zeigte, die Millon'sche Reaction verhindern oder beeinträchtigen". Wären diese Annahmen Wiesner's richtig, besässe das active Plasma reichlich reducirende Substanzen und verhinderten oder beeinträchtigten diese das Zustandekommen der Millon'schen Reaction, so müsste doch nicht nur die Membran, sondern auch das Plasma jüngerer Zellen eine schwächere Reaction geben, als das Plasma erwachsener Zellen. In Wahrheit ist das nie der Fall, und es ist gerade das junge Plasma, das sich intensiver färbt, auch wenn wir die verhältnissmässig grössere Masse in jungen Zellen in Betracht ziehen. Das beweisst, dass die Argumentation Wiesner's nicht richtig sein kann. Enthält das junge Plama wirklich reducirende Substanzen, so stören sie das Eintreten der Millon'schen Reaction gar nicht, und tritt in den jungen Membranen keine (oder fast keine) Reaction auf, so kann daran nicht die Jugend, die „Activität" des Dermatoplasma Schuld sein.

Wiesner müsste annehmen, dass nur ganz bestimmte reducirende Substanzen das Eintreten der Millon'schen Reaction verhinderten, die im Plasma des Zellinhaltes fehlten und sich, seiner Membrantheorie zu Liebe, ganz in das Dermatoplasma zurückgezogen hätten. Um ein Uebriges zu thun, wollen wir auch diese Annahmen auf ihre Berechtigung prüfen.

Was zunächst die behauptete Verhinderung der Millon'schen Reaction durch die Anwesenheit dritter, reducirend wirkender Körper betrifft, so giebt Wiesner an (VI, 191), dass bei Albumin, das „mit dem (reducirend) wirkenden Extract der Kartoffel" behandelt wurde, die Reaction unterbleiben kann. Durch Einwirkung von Chlorwasser lässt sich dann die Reactionsfähigkeit wieder herstellen. Was Wiesner unter dem „Extract der Kartoffel" versteht, wird nicht gesagt, ich vermuthe, dass es sich um den Saft der Knolle handelt. In meinen Versuchen veränderte selbst 12stündige Einwirkung des Saftes zweier verschiedener Kartoffelsorten (gelb und

roth), weder bei geronnenem Hühnereiweiss noch bei Blutfibrin die Reactionsfähigkeit im Geringsten. Die Objecte waren theils direct in die geschabte Substanz der Knolle, theils in den abgepressten und filtrirten Saft gelegt worden.

Dass meine Versuchsresultate jenen Wiesner's widersprachen, wunderte mich nicht mehr, als ich Schnitte aus den Kartoffeln, nach oberflächlichem Abtrocknen mit Filtrirpapier, in Millon's Reagens brachte. Trotz der reducirenden Eigenschaften des Saftes stellte sich eine ganz intensive Rothfärbung des Plasma zwischen den verquollenen Stärkekörnern ein. Nachdem wir dieses Resultat erhalten haben, kann es uns gleichgültig sein, worauf das Ausbleiben der Reaction — das Wiesner offenbar nicht einmal mit einiger Regelmässigkeit beobachtet hatte — beruhte, jedenfalls waren daran andere Verhältnisse als die Anwesenheit allgemein verbreiteter reducirender Substanzen Schuld.

Ich bekam daher keine Gelegenheit, die restituirende Wirkung des Chlorwassers zu prüfen. Die Angabe über die Weise und Dauer der Einwirkung hat übrigens Wiesner für sich behalten, so dass die Controle schwerfallen muss. Bei einigen orientirenden, mit Schnitten durch das Herz von Pitcairnea-Trieben angestellten Versuchen konnte ich bei kurzer Einwirkungsdauer gar keine Aenderung, bei längerer (natürlich) nur eine Herabsetzung der Fähigkeit, sich mit Millon's Reagens zu färben, constatiren.

Obwohl also Wiesner keinen Fall anführen kann, wo reducirende Substanzen die Reaction mit Millon's Reagens verhindern, so prüfte ich doch weiterhin, ob in jungen Membranen mehr reducirende Substanzen vorhanden seien, als in alten.

Kaliumpermanganat giebt bekanntlich einen Theil seines Sauerstoffes sehr leicht an reducirende Körper ab, und es bildet sich am Orte der Reduction braunes Manganoxyduloxyd. (Vergl. Wiesner, I.)

Bringt man nun einen zarten Querschnitt durch das Herz eines Triebes von Pitcairnea furfuracea, Caraguata splendens u.s.w., der, auf richtiger Höhe geführt, aus Blattquerschnitten aller Altersstufen besteht, in eine 0,5 % Kaliumpermanganatlösung und wäscht nach einiger Zeit (etwa 15 Minuten) aus, so erscheint der Schnitt in der Mitte schwarzbraun, nach aussen zu immer heller werdend. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass diese Färbung auf der Bräunung des Zellinhaltes beruht. Denn fasst man die Zell-

membranen in's Auge, so zeigt sich die Intensität gerade umgekehrt vertheilt: Die Membranen der jüngsten Blätter sind fast farblos, die der ältesten intensiv braun bis braunschwarz. Das junge Plasma enthält also (vielleicht scheinbar) mehr reducirende Substanzen als das alte, die junge Membran aber weniger als die alte (und als das junge Plasma).

Ein sorgfältiger Beobachter kann diese Thatsache leicht constatiren, besonders zu berücksichtigen sind natürlich etwaige Stellen im Präparat, wo der Zellinhalt aus den Zellen herausgefallen ist. Von der geringeren Dicke der jugendlichen Membranen hängt ihre geringere Färbung sicher nicht ab.

In den Membranen eines ausgewachsenen Blattes sind die reducirenden Substanzen selbst wieder sehr ungleich vertheilt, es würde aber zu weit führen, darauf genauer einzugehen. Es genüge, darauf hinzuweisen, dass ihre Vertheilung der Reaction mit Phloroglucin und Salzsäure und der Reaction mit Millon's Reagens entspricht, dass das Maximum aber mit dem der letzteren Reaction zusammenfällt und die dieser Reaction entsprechende Bräunung beim Uebertragen der Schnitte durch Alkohol in Nelkenöl erhalten bleibt, während die der Ligninreaction entsprechende fast völlig verschwindet.

Wir sehen also, dass erstens die Anwesenheit reducirender Substanzen das Eintreten der Millon'schen Reaction nicht hindert, speciell gilt dies auch für den von Wiesner angeführten Fall, und dann, dass die alte Zellmembran mehr reducirende Substanz enthält als die junge.

Wägen wir nun die Gründe ab, die für und gegen einen Eiweissgehalt der untersuchten Membranen sprechen.

Für den Eiweissgehalt lassen sich nur die positiv ausfallenden Resultate der Prüfung mit Millon's Reagens (S. 593—596), mit Salpetersäure (S. 599) und allenfalls mit Jodlösungen anführen, auf die ich im Vorigen nicht besonders eingegangen bin, Reactionen, die, wie Krasser selbst hervorgehoben hat, nicht beweisend sind, da sie nicht den Eiweissstoffen allein zukommen. — Die Gründe allgemeiner Natur, die Wiesner die Anwesenheit von Protoplasma in der Membran nöthig zu machen schienen, gehören nicht hierher, sie werden später eingehend berücksichtigt werden.

Gegen den Eiweissgehalt sprechen um so zahlreichere und um so schwerer wiegende Gründe.

1. Der negative Ausfall beim Prüfen mit einer ganzen Reihe von Eiweissreagentien: mit dem Raspail'schen Reagens, mit Kupfersulfat und Kalilauge, mit Aldehyden und Schwefelsäure, mit Salzsäure (S. 599—605, mit den daran anschliessenden Bemerkungen über die Verwerthung dieser negativen Resultate) und, wenn man will, mit Alloxan (S. 599).

2. Die Löslichkeitsverhältnisse: Die vollkommene Resistenz gegen Verdauungsflüssigkeiten und die anderen, charakteristischen Lösungsmittel der Eiweissstoffe, die merkliche Resistenz gegen Eau de Javelle, die in der Membran, die passirt werden muss, grösser ist als im umschlossenen Plasma. Hier schliesst sich auch ungezwungen der Nachweis an, dass der fragliche Körper nicht in zwei verschiedenen Modificationen — einer leichter löslichen und einer schwerer löslichen — vorkommt, wie das für die meisten Eiweissstoffe charakteristisch ist.

3. Die Beschränkung im Vorkommen: auf die Membranen bestimmter Gewebearten (S. 593), das Auftreten in Begleitung der Verholzung und Verkorkung, ohne Wachsthumsvorgänge.

4. Die höchst wichtige Thatsache, dass der die Reaction bedingende Körper erst allmählich in den Membranen auftritt, genau wie die die Verholzung bedingenden Stoffe. Wenn der Körper Eiweiss wäre, so müsste er von Anfang an in den Membranen vorhanden sein, in Plasma oder als Plasmarest, und könnte mit dem Alter der Membran an Menge nur ab-, nicht zunehmen. Durch Imbibition lassen sich nachträglich keine für eine merkliche Reaction genügenden Mengen Eiweiss in die Membranen bringen, an eine „Speicherung" von Eiweissstoffen in der Membran kann im Ernst so wenig gedacht werden, wie an ein Entstehen derselben aus Cellulose.

5. Die ausserordentliche Intensität der Millon'schen Reaction in vielen Fällen. (Vgl. die folg. S. 616—617). Diese Thatsache habe ich, trotz ihrer Wichtigkeit, bis zuletzt aufgespart, weil ihr Studium uns die Handhabe für eine Beantwortung der Frage giebt, der wir uns nun zuzuwenden haben.

Da es keinem Zweifel unterliegen kann, dass die Reaction nicht durch Eiweisskörper bedingt wird, fragt es sich, welcher Stoff in den Membranen vorkommt.

Jedem, der die Reaction von Blattquerschnitten von Billbergia, Nidularium etc. in Millon's Reagens beobachtet, muss die Intensität der Rothfärbung, vor allem in den Membranen des Hypoderm, auffallen, neben der die Färbung des Plasma in den Zellen ganz zurücktritt[1]). Sie wird auch von Fischer (I, 425) betont[2]). Untersucht man Querschnitte von bestimmter Dicke, so kann man leicht feststellen, dass eine Eiweissschicht verschiedenen Ursprungs, die ebenso dick ist und kaum so viel Wasser enthält wie die Zellmembran, nicht intensiver gefärbt wird[3]).

Dies Verhalten zwingt zum Schlusse: Entweder besteht die Zellmembran vollständig aus Eiweissstoffen, oder sie enthält einen Stoff, der sich mit Millon's Reagens intensiver färbt als die Eiweissstoffe und neben dem dann noch andere Bestandtheile vorhanden sein können, obschon die Membran gleichstarke Rothfärbung annimmt, wie eine Eiweisslamelle von gleicher Dicke.

Ganz abgesehen davon, dass die erste Annahme von vorn herein unmöglich ist, zeigt die Blaufärbung mit Jod und Schwefelsäure

---

1) Nach A. Fischer (I, 425) färbt sich der Protoplast gar nicht, eine von Wiesner (VI, 191) mit Recht corrigirte Angabe. Wiesner schweigt aber seinerseits ganz von der grossen Verschiedenheit in der Intensität.

2) Wiesner will sie in seiner zweiten Entgegnung (VI, 192) durch die ausserordentliche Empfindlichkeit des Millon'schen Reagens erklären, das sogar zum Nachweis des thierischen Leimes im Papier dienen könne, obwohl es sich hier nur um die geringen Mengen der Albuminate in der schon an und für sich sehr geringen Leimmenge handeln könne. Dieses Argument könnte, auch wenn es richtig wäre, an der Thatsache, dass die Membranen eine so viel intensivere Reaction geben als das Plasma, gar nichts ändern. Es ist aber nicht einmal richtig, den Beweis, dass es „nebenher auftretende Albuminate" sind, die die Röthung des thierisch geleimten Papiers bedingen, bleibt Wiesner schuldig, viel wahrscheinlicher ist es, dass es sich um Spaltungsproducte handelt, die, wie das Tyrosin, sich intensiver färben als die Albuminate.

3) Ich verglich Hühnereiweiss, Blutfibrin und krystallinisches Vitellin. Alle drei kamen im lufttrockenen Zustande in das Millon'sche Reagens, in dem sie aufquollen, beim Fibrin betrug die Volumzunahme etwa 50 %. — Wir gehen sicher nicht fehl, wenn wir den Gehalt an Trockensubstanz des in Millon's Reagens liegenden Eiweisses und der gleich behandelten Hypodermmembran gleichsetzen und deshalb die Volumzunahme beim Aufquellen des ersten ausser Betracht lassen.

die Gegenwart von immerhin beträchtlichen Cellulosemengen an (jedenfalls mehr als 50 %[1]). Der Körper kann seiner Masse nach gar keinen integrirenden Bestandtheil der Membran bilden, weil er sich durch Eau de Javelle entfernen lässt, ohne dass eine augenfällige Volumänderung der Membran eintritt. Es muss also die andere Annahme zutreffen, es muss ein Körper in den Membranen enthalten sein, der sich viel intensiver färbt als die gewöhnlichen Eiweissstoffe, also auch so gut wie sicher kein Eiweissstoff sein kann.

Es lassen sich auch jetzt schon solche Körper angeben. Seit Nasse's Untersuchungen wird allgemein angenommen, dass die Rothfärbung des Eiweisses und der anderen, die Millon'sche Reaction gebenden Körper auf der Anwesenheit einer einfach hydroxylirten aromatischen Atomgruppe beruhe. Ist dies richtig — und es existirt kein Grund, daran zu zweifeln —, so muss sich z. B. ein bestimmtes Quantum Tyrosin in Millon's Reagens intensiver roth färben als ein gleich grosses Quantum irgend eines Eiweissstoffes, weil in des letzteren viel grösseren, noch andere Atomgruppen enthaltenden Molekülen viel weniger reagirende Atomgruppen vorhanden sind.

In der That lösen sich Tyrosinkrystalle in Millon's Reagens zu einer intensiv und rein rothen Flüssigkeit, ohne sich selbst zu färben. Verhältnissmässig viel Tyrosin mit verhältnissmässig wenig Reagens giebt feine — meist nur ca. 3 μ im Durchmesser haltende — rothe Körnchen oder Tröpfchen. Es kann gar kein Zweifel darüber aufkommen, dass die Reaction mit Tyrosin intensiver ausfällt als mit einem der drei früher angegebenen Eiweissstoffe[2]).

---

1) Wiesner (VI, 139) behauptet freilich, dass die Cellulosereaction „sehr lebhaft sein kann, selbst bei Gegenwart von einem nur kleinen Quantum von Cellulose". Bewiesen wird dies aber nicht, denn der an anderer Stelle gemachte Hinweis, dass die Tracheïdenwände des Lärchenholzes trotz ihrer Verholzung Cellulosereaction geben, kann doch nicht als Beweis gelten sollen. Auch stark verholzte Fasern (z. B. aus dem Holz der Tanne und Kiefer), die mit Chlorzinkjod keine Andeutung der Cellulosereaction geben, enthalten ja noch mindestens 50 % Cellulose.

2) Direct lässt sich das z. B. in folgender Weise zeigen: Verdünnt man frisches Hühnereiweiss mit dem 50fachen Volum Wasser, so erhält man eine etwa 0,2procentige Eiweisslösung. Sättigt man Wasser von 20° C. mit Tyrosin und filtrirt dann ab, so bekommt man eine Lösung, die zwischen 0,05 % und 0,067 % schwanken muss, aber eher der ersteren Zahl sich nähert. Tränkt man nun mit diesen Lösungen Filtrirpapier, trocknet bei gewöhnlicher Temperatur und prüft mit Millon's

Vielleicht noch stärker fällt die Reaction mit Phenol aus, die intensive Rothfärbung schlägt bald in ein tiefes Gelbbraun um. — Beim Thymol habe ich freilich nur eine verhältnissmässig schwache Reaction beobachtet; die Bruchstücke eines Krystalles bedeckten sich dicht mit äusserst feinen, kurzen Nadeln, die im durchfallenden Lichte (bei voller Wirkung des Abbé'schen Beleuchtungsapparates) gelb erschienen. Ich glaube, dass es nicht schwer halten würde, bei genauerer Untersuchung diese Ausnahme zu erklären, für uns liegt diese Frage zu weit ab.

Weist also die Intensität der Färbung auf ein Spaltungsproduct des Eiweisses hin, so schien speciell die Annahme, es liege Tyrosin vor, nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. In der That hat A. Fischer (I, 429) sich dahin geäussert, dass vielleicht Tyrosin in die Membranen eingelagert werde. Wiesner hat dann diese Vermuthung sehr von oben herab von der Hand gewiesen. Da nämlich Tyrosin schon in kaltem Wasser löslich sei und deshalb durch das von Krasser angewandte Auskochen der Schnitte um so sicherer entfernt worden sein müsste, könne die an ausgekochten Schnitten in gleicher Intensität beobachtete Reaction nicht durch Tyrosin bedingt sein. Das scheint auf den ersten Blick ganz plausibel zu sein, in Wirklichkeit ist die Sache nicht so einfach.

Vanillin löste sich (nach Beilstein) in 80 bis 100 Theilen Wasser von 14° und in 20 Theilen Wasser von 75°—80°; Coniferin (nach demselben Gewährsmann) in etwa 200 Theilen kalten Wassers und „reichlich" in kochendem Wasser. Singer (I) hat selbst nach $1\frac{1}{2}$ Monate langem Kochen die Phloroglucin-Reaction der verholzten Membranen im Wesentlichen unverändert eintreten sehen. Das hat Wiesner nicht gehindert, die Phloroglucin-Reaction auf die Gegenwart von Vanillin und Coniferin zurückzuführen und zurückführen zu lassen. Tyrosin jedoch, das sich (nach Beilstein) in 1900 Theilen Wasser von 16° und 150 Theilen siedenden Wassers löst, also fast

Reagens, so findet man, dass sich das Tyrosinpapier ebenso deutlich roth färbt als das Eiweisspapier, obschon die Eiweisslösung 3—4 mal concentrirter ist als die Tyrosinlösung. Zur Technik des Versuches bemerke ich noch, dass man entweder gleichgrosse Filtrirpapierstücke mit der gleichen Tropfenzahl tränken kann, oder, was mir einfacher schien, Tropfen auf durch Bleistiftpunkte vorher bestimmte Stellen des Filtrirpapieres fallen lassen und hieraus nach dem Trocknen Streifen schneiden und vergleichen kann.

20 mal schwerer löslich ist als Vanillin, soll sich durch einfaches Aufkochen oder wohl gar Auslaugen der Schnitte mit heissem Wasser entfernen lassen!

Bei all diesen, die Membran homogen durchdringenden Substanzen handelt es sich überhaupt nicht um ein einfaches Lösen wie im Reagensrohr, hier ist eine einschneidendere Einwirkung, und zwar, meiner Meinung nach, eine „Abspaltung" im chemischen Sinne, nötig. Wir wollen also trotz des Protestes von Seiten Wiesner's prüfen, ob sich der fragliche Körper mit einiger Wahrscheinlichkeit mit dem Tyrosin identificiren lässt.

Was die Millon'sche Reaction anbetrifft, so spricht die eben erörterte Intensität der Reaction in gewissen Membranen zum mindesten nicht dagegen, dafür spricht das reine Kirschroth der eintretenden Färbung (gegenüber dem Ziegelroth, das Hühneralbumin, Proteïnkrystalloide von Ricinus etc. annehmen). Zuviel Gewicht möchte ich jedoch auf diesen Punkt nicht legen, denn auch Blutfibrin nimmt einen reinen rothen Ton an.

Die Xanthoproteïn-Reaction tritt beim Tyrosin ein (Krasser, I, 3; Zimmermann, II, 83). Die Reaction mit Salzsäure bleibt aus (Krasser, I, 6; von mir bestätigt). Ebenso erhielt ich mit Alloxan keine Reaction, so lange das Eintrocknen verhütet wurde, mit dem Raspail'schen Reagens[1]) und mit Salicylaldehyd etc. und Schwefelsäure eine von der Reaction der Eiweissstoffe abweichende Reaction.

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit jenen, die wir mit denselben Reagentien bei unseren Bromeliaceenmembranen erhielten, so sehen wir eine so genügende Uebereinstimmung, dass man die Annahme, es sei Tyrosin in den Membranen vorhanden, als sehr wahrscheinlich bezeichnen kann. Leider giebt es meines Wissens keine Farbenreaction — und auf solche sind wir ja beschränkt —, die

1) Was Alloxan und Raspail'sches Reagens anbetrifft, so befinde ich mich mit meiner Angabe in bewusstem Gegensatz zu Krasser, der (I, 18) Reactionen erhalten hat. Was das Alloxan angeht, so hat das abweichende Resultat nach dem früher (S. 599) Mitgetheilten nichts Ueberraschendes. Was das Raspail'sche Reagens anbetrifft, so kann ich nur versichern, dass wiederholte Versuche stets nur eine Rothbraunfärbung von ganz anderem Charakter ergeben haben als jene Rothfärbung, die man mit Phenol erhält. Sie wird nämlich beim Verdünnen nicht rosa wie diese, sondern gelb, und es haben weder Salpetersäure, noch Ammoniak jenen, den Farbenton abändernden Einfluss, den Krasser für die durch Phenol bedingte Reaction hervorhebt.

dem Tyrosin allein und nicht auch den Eiweisskörpern und anderen Stoffen zukommt, so dass wir uns mit einem Wahrscheinlichkeitsbeweis begnügen müssen[1]).

Einen stricten Beweis könnte nur die Darstellung des Tyrosin aus den Membranen bilden.

Man könnte in dem Vorkommen des Tyrosin in den Membranen den Beweis für ihren (früheren) Eiweissgehalt erblicken wollen, gewissermassen den in den Membranen zurückgebliebenen Rest des Eiweisses. Diese Annahme widerspräche jedoch den früher (S. 611) mitgetheilten und feststehenden entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen: Das Eiweiss giebt nur durch die in ihm enthaltenen einfach hydroxylirten, aromatischen Atomgruppen die Millon'sche Reaction. Das aus einem bestimmten Volum Eiweiss abspaltbare Tyrosin kann, im gleich grossen Volum vertheilt, höchstens eine gleich intensive Reaction geben als die Eiweissmenge, aus der es stammt, also nicht eine vielfach intensivere, wie sie die älteren Membranen den jüngeren gegenüber zeigen.

Meiner Meinung nach haben wir das Tyrosin in den Membranen mit dem Coniferin und dem hypothetischen Aldehyd (gewöhnlich Vanillin genannt) in eine Reihe zu stellen. Es tritt sehr häufig in ihrer Gesellschaft auf, es zeigt sich, wie diese, erst nachträglich in den Membranen, es zeigt sich auch ebenso capriciös in seinem Auftreten. Es wird auch die physikalischen Eigenschaften der Membran verändern, wie jene Stoffe, die die „Verholzung" bedingen, nur dass wir hier von der Art der Modification gar nichts wissen, während wir dort durch Untersuchungen neuesten Datums (Sonntag, I, 869) ziemlich genau unterrichtet sind. Trotzdem können wir aus den Eigenschaften, die die verholzte Membran der unverholzten gegenüber zeigt (der herabgesetzten Quellungsfähigkeit, der verminderten

---

1) Die vorstehenden Ausführungen waren schon längere Zeit niedergeschrieben, als ich in Figdor's „Studien" (I, 194) die „interessante" Beobachtung angemerkt fand, dass sich bei Kartoffelknollen die Membranen der vom Schnitte getroffenen Zellen (im Verwachsungsgewebe?) mit Millon's Reagens intensiv dunkelroth färbten, was lebende Membranen „nicht in diesem Maasse" gethan hätten. Nach Figdor's Ansicht beruht das auf dem Auftreten „von Tyrosin, einem Zersetzungsproduct der Eiweisskörper". Ein Grund hierfür wird nicht angegeben; dass die Färbung intensiver auftritt, kann nicht als solcher gelten, da Figdor das Tyrosin als Abkömmling des Dermatoplasma betrachtet. (Vergl. oben.)

Zugfestigkeit, der grösseren Ductilität etc.), das Auftreten der Verholzung causal nicht erklären, und so kann es nicht Wunder nehmen, dass wir für das Auftreten des Tyrosin in den Membranen auch keinen Grund anzugeben vermögen.

Unerklärt muss auch bleiben, wie das Tyrosin in den Membranen festgehalten wird. Denn einerseits muss es in den Membranen gespeichert sein, weil es, trotzdem es in kaltem Wasser schwer löslich ist, nach der Intensität der Reactionen zu urtheilen, jedenfalls mehrere Procente des Trockengewichts der Membran ausmachen kann, andererseits besitzen die Membranen, wie der Versuch zeigt, durchaus kein Speicherungsvermögen dafür.

Wir befinden uns also auch in diesem Punkte dem Tyrosin gegenüber genau in der gleichen Lage wie dem Coniferin, „Vanillin" etc. gegenüber. Die Vorstellungen über die Weise, wie sich diese Stoffe in der verholzten Membran vorfinden, sind noch wenig klar. Gewöhnlich spricht man von „incrustirenden" Substanzen (so z. B. Frank in seinem Lehrbuch, S. 86). Dabei würde es sich um eine Mengung der Substanzen handeln. Steht man auf dem Boden der Micellartheorie — was ja Wiesner nach seiner Behauptung (VIII, 475) auch thut —, so hat man, nach Nägeli's und Schwendener's Ausführungen (I, 425), hierbei der Einlagerung der einen Substanz in die Micellarinterstitien der anderen die grösste Wahrscheinlichkeit zuzumessen.

Ich neige mich mehr der Auffassung zu, als ob die gewöhnlich nur als „eingelagert" gedachten Substanzen in der Membran chemisch gebunden seien. Ich will durchaus nicht behaupten, dass diese Auffassung neu sei, wenn ich auch zur Zeit Niemand anzugeben weiss, der das direct behauptet hat. — Es veranlassen mich dazu hauptsächlich die Löslichkeitsverhältnisse. Enthält die Membran wirklich Coniferin, Tyrosin etc., Stoffe, die alle in kaltem und besser in warmem Wasser löslich sind, so muss es doch auffallen, dass diese sich so schwer extrahiren lassen, wenn es sich nur um Körper handeln sollte, die sich in den Micellarinterstitien befinden. Erklärlich wird dies Verhalten erst, wenn wir annehmen, die Körper seien in der Membran chemisch gebunden, und bei ihrer Entfernung handle es sich nicht um ein „Lösen", sondern um ein Abspalten aus einer Verbindung. Denn rein mechanisch können sie doch nicht vor dem Auflösen geschützt sein; wenn die Reagentien, die zu ihrem

Nachweis dienen, zu ihnen gelangen, muss doch auch das lösende Wasser bis zu ihnen kommen!

Wie wir uns, auf dem festen Boden der Micellartheorie stehend, diese chemische Bindung zu denken haben, muss freilich unentschieden bleiben.

Nach den Vorstellungen Nägeli's (l. c.) wäre der Eintritt in die Cellulosemolecüle des Micells nicht möglich oder wenigstens ohne Analogien, da sich das Micell in dieser Beziehung wie ein kleiner Krystall verhielte. Ob eine Bindung durch die oberflächlich gelegenen Molecüle ausreichen würde, scheint mir zur Zeit nicht entscheidbar; wir kennen einerseits die Körper und Vorgänge viel zu wenig und andererseits die Grösse der Micelle. Aus je mehr Molecülen ein Micell bestände, eine verhältnissmässig desto geringere Zahl von Molecülen müsste die Oberfläche des Micells bilden und desto weniger Molecüle einer fremden Substanz könnten gebunden werden.

B. Uebrige Objecte.

Nachdem wir für eine bestimmte Gruppe von Objecten mit aller Bestimmtheit den Nachweis liefern konnten, dass die „Eiweissreaction“ ihrer Zellhäute durch einen nachträglich auftretenden Körper bedingt wird, der jedenfalls kein Eiweisskörper und wahrscheinlich Tyrosin ist, frägt es sich, ob wir diese Ergebnisse generalisiren und die „Eiweissreaction“ der Membranen als allgemein durch die gleichen Ursachen bedingt ansehen dürfen. Ich habe deshalb aus der grossen Zahl von Fällen, in denen Krasser eine Eiweissreaction erhalten haben will, eine Anzahl — als Stichproben — herausgegriffen und genauer untersucht. Die Resultate sollen für einige dieser Fälle im Folgenden kurz besprochen werden.

a) *Zea Mays.*

Untersucht wurden einerseits junge Stützwurzeln, Blattscheiden und Stengel erwachsener Pflanzen und etiolirte Keimlinge, andererseits reife und halbreife Körner einer gelbfrüchtigen Form.

Bei der ersten Reihe von Objecten wurde geprüft: Die Reaction der Membranen mit Millon's Reagens, mit Salpetersäure und

Ammoniak, mit Kupfersulfat und Kalilauge, mit Zucker und Schwefelsäure und mit Vanillin und Salicylaldehyd und Schwefelsäure + Ferrisulfat. Ein positives Resultat ergab sich nur mit Millon's Reagens und mit Salpetersäure und Ammoniak. Der die Reaction bedingende Stoff liess sich durch Pepsin und Pancreatin nicht aus den Membranen entfernen. Es handelt sich auch hier offenbar nicht um Eiweiss, vielleicht um Tyrosin.

Der Vergleich der Phloroglucin-Salzsäurereaction mit der Millon'schen Reaction lehrte, dass auch hier die Vertheilung des mit diesem Reagens sich röthenden Körpers in den verholzten Membranen nicht dem Grade der Verholzung entspricht, die Reaction also nicht durch den „Vanillin"gehalt bedingt sein kann.

Bei der Untersuchung von Längs- und Querschnitten durch junge Stützwurzeln in Millon's Reagens liess sich auch hier mit aller Sicherheit feststellen, dass die Fähigkeit der Membranen, sich roth zu färben, erst allmählich erworben wird. Die Wände des eigentlichen embryonalen Gewebes reagirten nicht merklich. Bei der Behandlung mit Kaliumpermanganatlösung ergab sich ferner, dass die reducirenden Substanzen erst nachträglich in den Membranen auftreten, genau wie bei den Bromeliaceen.

Krasser (I, 34) giebt für die Membranen des Endosperm das Eintreten einer Reaction mit Millon's Reagens an, A. Fischer (I, 428) leugnet es, Wiesner behauptet in seiner zweiten Entgegnung an Fischer (VI) eine deutliche Rothfärbung erhalten zu haben.

Die dünnen Membranen im Innern des Endosperm färben sich mit Millon's Reagens jedenfalls viel schwächer als das Plasma, dass sie sich gar nicht färben, will ich nicht behaupten. Die Entscheidung dieser Frage ist belanglos, da jedenfalls die dicken Membranen der äussersten Endospermschicht (Kleberschicht) einen ziemlich intensiven violetten oder lila Farbenton annehmen, der von dem Orangeroth des Klebers ganz auffällig absticht. Er verliert sich schon in den nächsten Zellschichten; in jeder einzelnen Membran nimmt die Intensität nach aussen, centrifugal zur Zelle, zu.

Die gleiche Membranfärbung, nur noch intensiver, zeigt auch das Pericarp. Wie Schnitte senkrecht zur Längsrichtung der sklerenchymatischen Elemente lehren, färben sich in den äusseren Zellschichten die inneren Membranschichten intensiver als die Intercellularsubstanz (und mit einem Stich in's Bräunliche), in den inneren

Zellschichten dagegen die inneren Membranschichten kaum merklich (mit einem Stich in's Gelbliche), die Intercellularsubstanz intensiv und rein violett.

Die Membranen der Kleberschicht und die des Pericarp verhielten sich auch gegen andere Reagentien gleich: Die Xanthoproteïnreaction gelang, die übrigen Eiweissreactionen, die ich probirte, versagten völlig (Raspail's Reagens, Biuretreaction, Salzsäure und die Reactionen mit Vanillin, Piperonal, Benzaldehyd, Salicylaldehyd und Schwefelsäure + Ferrisulfat). Mit Jod und Schwefelsäure färbten sich die inneren Membranschichten blau — die der äussersten Zellschichten schwächer als die der weiter nach Innen gelegenen —, die Intercellularsubstanz blieb innen völlig farblos, nach aussen zu wurde sie etwas gelb. — Die Untersuchung junger Maiskörner lehrt, dass eine nachträgliche Einlagerung oder Veränderung statthaben muss.

All' das zusammengenommen lässt deutlich erkennen, dass es sich auch hier nicht um Eiweissstoffe in den Membranen handeln kann.

Die chemische Natur des Körpers, der die Reactionen bedingt, bleibt unbekannt. Es erscheint mir wenig wahrscheinlich, dass es sich hier ebenfalls um Tyrosin handelt, einmal wegen des ganz abweichenden Farbentones, der mit Millon's Reagens eintritt und etwa jenem entspricht, der bei Vanillin eintritt (das jedoch nach Ausweis der Phloroglucin-Salzsäurereaction nicht vorhanden ist), dann auch wegen seiner Löslichkeit in verdünnter (2 %) Kalilauge, die ihn in 24 Stunden den Schnitten völlig entzieht.

b) Allium Cepa („*Zwiebelschuppe*“).

Nach Krasser (I, 31) reagiren mit Millon's Reagens: die Membranen der Epidermis und der unmittelbar angrenzenden Schichten des Grundgewebes sowie von Elementen der Gefässbündel.

Bei meiner Nachuntersuchung erhielt ich durchaus negative Resultate. Die Färbung mit Millon's Reagens, die zuweilen einzutreten schien, erwies sich bei genauerer Beobachtung als eine nur scheinbare. Es gelang weder die Xanthoproteïnreaction, noch die Raspail'sche Reaction; die Reichl'schen Reactionen versagten ebenfalls, während das Plasma (bei Anwendung einer concentrirteren Schwefelsäure, als eigentlich vorgeschrieben ist) ganz intensiv

reagirte. Mit Kupfersulfat und Kalilauge trat nur die (sogenannte) Cellulosereaction (eine reine Blaufärbung) ein. Mit Jod und Schwefelsäure trat keine oder nur eine Blaufärbung ein, von einer Gelb- oder Braunfärbung war nichts zu sehen[1]).

Aus verschiedenen Gründen verwandte ich meist Alkoholmaterial, die Schnitte wurden möglichst normal zur Oberfläche der Schuppe geführt.

Das völlige Ausbleiben jeder Eiweissreaction wurde mit besonderer Sorgfalt festgestellt, weil Krasser mit dem Loew-Bokorny'schen Reagens sogar das „Lebendigsein" des gar nicht vorhandenen Membraneiweisses bewiesen haben will.

c) *Chlorophytum Sternbergianum* (*Hartwegia comosa*).

1. *Blatt.* Wurde untersucht, weil Reichl und Mikosch (I, 36) in den Membranen der Spaltöffnungsschliesszellen bei „Hartwegia" mit Salicylaldehyd und Schwefelsäure Eiweissreaction erhalten haben wollen, und weil Wiesner dies Factum verwerthet hat (VII, 148).

Mit Millon's Reagens, mit Salpetersäure und Ammoniak, sowie mit Vanillin resp. Salicylaldehyd und Schwefelsäure erhielt ich nur negative Ergebnisse. Die Färbung der Membranen, die man zuweilen zu beobachten meint (an Stellen, wo der Schnitt eine Spaltöffnung ungefähr halbirt hat), erklärt sich durch das Durchscheinen des darunterliegenden Plasma. Das plasmareiche Lumen der Schliesszellen erweist sich nämlich auf dem Längsschnitt des Blattes deutlich bisquitförmig. Die scheinbare Reaction ist in Folge dessen auch auf die (dickeren) Ober- und Unterwände beschränkt und fehlt bei Spaltöffnungen, bei denen der Schnitt ein Ende getroffen hat (also durch eine der Anschwellungen des Lumen geht).

2. *Luftwurzeln.* Hier reagiren nur jene Membranen mit Millon's Reagens, die nach Ausweis der Phloroglucin-Salzsäurereaction verholzt sind: Die Membranen der Epidermis und der darauffolgenden Schicht, sowie jene der Endodermis (gewöhnlich nur

---

1) Eosin und Picrinsäure (conf. de Wèvre, I) gaben ebenfalls keine Färbungen.

die Radialwände); die Gefässmembranen werden gelbbraun. Krasser (I, 30) behauptet, auch eine Rothfärbung der Membranen des Pericambium beobachtet zu haben. Es handelt sich bei dieser Angabe sicher um eine durch die Zartheit der Membranen und die verhältnissmässig starke Färbung des Plasma hervorgerufene Täuschung.

Die Intensität der Reaction allein beweist schon, dass es sich dort, wo überhaupt eine Reaction eintritt, nicht wohl um Eiweiss handeln kann, möglicher Weise wird sie auch hier durch einen Tyrosingehalt der Membranen bedingt.

d) *Oncidium sphacelatum* (Blatt).

Nach Reichl und Mikosch (I, 36) sollen sich auch bei Oncidium die Schliesszellmembranen mit Salicylaldehyd und Schwefelsäure deutlich violett färben. Diese Angabe ist, wenigstens für die einzige mir zur Verfügung stehende Species, falsch. Auch in Millon's Reagens tritt in den nicht cuticularisirten Theilen der Schliesszellmembranen keine Färbung auf.

e) *Begonia* (Blattstiel).

Krasser (I, 31, 33) fand hier die Membranen der Epidermis, des Collenchym und des Weichbastes „eiweisshaltig", d. h. sie wurden mit Millon's Reagens (ev. Alloxan) roth. Bei meinen ersten Versuchen, zu denen ich sowohl frisches Material als in Alkohol gelegtes gebrauchte und die hauptsächlich auf das Verhalten des Collenchym gerichtet waren, bemerkte auch ich eine Färbung, die zwischen rothbraun und gelbbraun schwankte. Da einerseits bei dem Alkoholmaterial sich die Collenchymmembranen als schon an und für sich braun gefärbt erwiesen, und bei frischen, im eigenen Saft liegenden Schnitten die Collenchymmembranen durch Speicherung des rosa Zellsaftes intensiv rosa wurden, lag es nahe, zu prüfen, ob das Eintreten der Millon'schen Reaction nicht am Ende auf einen erst nachträglich in die Membran hineindiffundirten und dort gespeicherten Stoff zurückzuführen sei. Da die Collenchymmembranen in beiden Fällen mit Eisenchlorid schwarz wurden, konnte es sich um einen gerbstoffartigen Körper handeln.

Es wurden nun frische Blattstielstücke mit concentrirten Lösungen von Kaliumbichromat und Kupferacetat injicirt und einige Tage in

den Lösungen gelassen. Auf Querschnitten, die aus dem so behandelten, dann ausgewaschenen und in Alkohol gehärteten Material hergestellt wurden, erwies sich die Mehrzahl der Collenchymmembranen farblos, nur stellenweise, in der Nähe der Lenticellen, waren die Zellwände auch jetzt gebräunt. In Millon's Reagens blieben die farblosen Membranen farblos, die gebräunten wurden mehr oder weniger deutlich braunroth. Damit allein ist schon ganz sicher bewiesen, dass die Rothfärbung der Collenchymmembranen, die Krasser bei Einwirkung von Millon's Reagens beobachtete, durch eine erst beim Herstellen der Schnitte eintretende Imprägnirung bedingt wird, mit einem Stoff, der in dem unveränderten Gewebe nur im Zellinhalt, nicht auch in den Membranen vorhanden ist!

Man könnte den Einwand machen, dass durch die Behandlung mit Kaliumbichromat oder Kupfersulfat das in den Collenchymmembranen steckende „Eiweiss" die Fähigkeit verloren habe, mit Millon's Reagens zu reagiren. Für das Kupfersulfat kann ich diesen Einwand völlig entkräften: Hühnereiweiss und Aleuronkörner des Ricinusendosperm reagirten nach der Behandlung mit der concentrirten Lösung noch ganz gut.

Der vom Plasmaleib der Collenchymzellen abgegebene Stoff kann kein Eiweissstoff sein. Schon die Thatsache, dass er von den Membranen gespeichert wird, schliesst dies aus. Scheint doch selbst die Imbibition der Zellmembranen mit Eiweissstoffen unmöglich zu sein. Die weitere Frage, was für ein Stoff die von Krasser als Eiweissreaction gedeutete Reaction bedingt, ist von geringerer Bedeutung. Die Braunfärbung mit Kaliumbichromat, die Schwärzung mit Eisenchlorid und Kupfersulfat wiesen auf einen Körper aus der Klasse der „Gerbstoffe" hin; und in der That stimmten auch einige weitere Reactionen mit jenen des Tannin überein: Braunrothfärbung mit Ammoniak und Kalilauge, Gelbfärbung (und Lösung) mit Salpetersäure. Daneben liessen sich jedoch auch abweichende Reactionen constatiren, so die Rothfärbung, die Piperonal und Vanillin und Schwefelsäure + Ferrisulfat ergaben und die auf Phloroglucin hindeuten könnte, für das aber seinerseits wieder nicht alle Reactionen stimmten. Ob ein Gemisch oder ein wenig oder gar nicht bekannter Körper vorliegt, muss unentschieden bleiben.

Bemerken will ich noch, dass für alle diese (und einige weiteren) Reactionen, deren Eintreten an Schnitten aus (rohem) Alkoholmaterial

beobachtet wurde, das Ausbleiben bei Schnitten constatirt wurde, die aus Material hergestellt worden waren, das mit Kaliumbichromat oder Kupferacetat injicirt worden war. Bei Ausführung der Biuretreaction trat im ersten Falle eine gelbbräunliche Färbung, im zweiten eine rein himmelblaue auf.

Die Eigenschaft der Collenchymmembranen, gerbstoffartige Körper zu speichern, ist nichts auffallendes. Es ist vielmehr eine weitverbreitete, wenn nicht allgemeine, Erscheinung, dass Gerbstoffe von den Zellmembranen nicht nur aufgenommen, sondern auch festgehalten, gespeichert werden; sie lassen sich dann durch einfaches Auslaugen nicht wieder aus den Membranen entfernen. Dies könnte auf einem Gehalt der Membranen an Albuminaten oder Albuminoiden beruhen. Da jedoch eine mehrstündige Behandlung mit ziemlich starker Eau de Javelle die Fähigkeit, Tannin zu speichern, nicht aufhebt, so kann ich auch hierin kein Argument zu Gunsten des hypothetischen Membraneiweisses sehen. Nach dieser Behandlung war übrigens bei den sorgfältig ausgewaschenen und mit Tannin behandelten Schnitten ein ungleiches Vermögen der verschiedenen Gewebe, Tannin festzuhalten, zu erkennen, das grösste wiesen die verholzten Membranen auf.

Im Uebrigen bedarf die ganze Erscheinung, die von van Tieghem und Klercker in die Mikrotechnik eingeführt wurde, einer genauen Untersuchung. So muss dahingestellt bleiben, ob die Cellulose an und für sich Gerbstoffe zu speichern vermag. Gewöhnliche käufliche Kartoffelstärke, lufttrocken für einige Tage in starke Tanninlösung eingetragen, färbte sich, direct in Kupfersulfat gebracht, durch und durch ziemlich intensiv grauviolett, nach 3stündigem Auswaschen auf dem Filter beträchtlich schwächer, nach 24stündigem Auswaschen war aber keine weitere Abnahme des Tanningehaltes zu bemerken. Ein Theil des imbibirten Tannin war also von der Stärke festgehalten worden.

f) Polytrichum spec.

Krasser (I, 29) beobachtete bei Polytrichum commune Rothfärbung der Membranen des Blattes mit Millon's Reagens. Auch ich erhielt auf Blattquerschnitten zum Theil deutliche Fär-

bungen mit diesem Reagens. Die Intensität der Reaction richtete sich nach der Intensität der Gelbfärbung, die die frischen Membranen zeigten, die schwächste stellte sich im unteren Theil der Assimilationslamellen ein. Die stark eintretende Xanthoproteïnreaction entsprach der Millon'schen Reaction. Da die concentrirte Schwefelsäure schon für sich allein Rothbraunfärbung hervorrief, musste es zweifelhaft bleiben, ob die Raspail'sche Reaction eintrat. Mit Kupfersulfat und Kalilauge ergab sich eine intensive Rothbraunfärbung, die jedoch auch durch die Kalilauge allein hervorgerufen werden konnte. Mit Vanillin und Schwefelsäure trat eine hübsche Rothfärbung ein, mit Benzaldehyd resp. Salicylaldehyd und Schwefelsäure nur jene Veränderungen, die mit der verwandten Schwefelsäure allein auch zu Tage traten. Eisenchlorid liess keinen Gerbstoffgehalt erkennen.

Die Natur des Stoffes, der die von Krasser beobachtete Reaction mit Millon's Reagens bedingt, muss unentschieden bleiben. Die Annahme, es handle sich um Eiweissstoffe, lässt sich nach den vorliegenden Thatsachen nicht mit aller Sicherheit zurückweisen, insofern als sich nicht sicher zeigen lässt, dass der Stoff, der sich mit Schwefelsäure und mit Kalilauge rothbraun färbt, identisch ist mit jenem, der die Millon'sche Reaction bedingt. Eigentlich genügt auch hier die Intensität, mit der die Reaction eintritt, um die Annahme, es handle sich um Eiweissstoffe, auszuschliessen.

g) Flechten.

1. *Sticta pulmonaria (L.)* (Lobaria p. bei Forssell und Krasser). Probirt wurden: Millon's Reagens, Salpetersäure, Vanillin und Schwefelsäure + Ferrisulfat, Kupfersulfat und Kalilauge, Raspail's Reagens, endlich frisch bereitete Jodtinctur. Ich erhielt an den Hyphenmembranen nur negative oder doch höchst zweifelhafte Resultate, obwohl Forssell (I, 229) besonders deutliche Rothfärbung mit Millon's Reagens beobachtet haben will. Da die Membranen von vornherein zum Theil gelbbraun gefärbt sind, musste selbstverständlich zunächst stets die Intensität und die Ausdehnung der natürlichen Membranfärbung über den Thallusquerschnitt genau studirt werden. Wo eine Reaction einzutreten schien — am deutlichsten mit Raspail's Reagens —, zeigte genaue Untersuchung an dünnen Schnitten

sie stets auf den plasmatischen Zellinhalt beschränkt. Kupfersulfat und Kalilauge gab überhaupt nur mit dem Plasma der Spermogonien eine deutliche Reaction (Rosafärbung). Forssell und Krasser haben entweder zu dicke Schnitte verwandt (Scheinfärbung), oder wurden durch die Eigenfärbung der Membranen getäuscht.

2. *Peltigera* spec., frisch. Hier glaubte ich zuerst eine merkliche Reaction der Hyphenmembranen (gelblich orange) mit Millon's Reagens eintreten zu sehen. Der genaue Vergleich mit unbehandelten Schnitten lehrte aber (am sichersten bei horizontal verlaufenden Hyphenstücken), dass die Färbung schon vorher und ganz gleich stark vorhanden war. Das Plasma aller Hyphen reagirte sehr hübsch.

h) Phaeophyceen.

Die Membranen von Ecklonia buccinalis (L.) — dies wird Ecklonia „baccata" Forssell's (I, 229) und Krasser's (I, 29) sein — gaben mir mit Millon's Reagens gar keine Reaction. Ein Theil derselben war an und für sich gelbbraun gefärbt, dies erklärt vielleicht die abweichenden Angaben obiger Autoren.

i) Florideen.

Ich habe sämmtliche von Krasser (I, 29) untersuchten Arten nachgeprüft.

Bei Chondrus crispus und Eucheuma spinosum (drei Proben verschiedener Herkunft) sowie bei dem von Krasser nicht untersuchten Eucheuma isiforme J. Ag.[1]) erhielt ich mit Millon's Reagens keine Reaction oder eine auf die „Cuticula" beschränkte. Krasser muss an zu dicken Schnitten durch die Färbung des Zellinhaltes getäuscht worden sein.

Bei Gelidium cartilagineum trat dagegen mit Millon's Reagens eine deutliche Färbung auf, die aber, wie genügend feine Querschnitte und Flächenschnitte mit aller Sicherheit zeigten, auch in den peripherischen Zellschichten scharf auf die Intercellularsubstanz

1) Sämmtliches Material von Eucheuma verdanke ich der Güte von Herrn Professor Dr. C. Cramer.

beschränkt war. Der Zellinhalt war also stets von einer auch nach aussen scharf abgesetzten, völlig farblos bleibenden Membran umgeben, die, besonders gegen das Innere des Triebes zu, die Intercellularsubstanz an Dicke beträchtlich übertraf. — Dasselbe Resultat lieferte die Xanthoproteïnreaction, das Verstärken durch nachträglichen Ammoniakzusatz ist sehr nöthig.

Die Reaction mit Vanillin und Schwefelsäure + Ferrisulfat fiel zweifelhaft aus, weil die Schwefelsäure allein dem Plasma und der Intercellularsubstanz einen röthlich-braunen Ton verlieh. Ebenso die Raspail'sche Reaction.

Gegenüber Eau de Javelle schien der Körper weniger resistent zu sein als die Eiweissstoffe des Plasma, ein Aufenthalt in schwacher Eau de Javelle (1 : 10), nach dem sich das Plasma noch deutlich färbt, genügte, dass die Intercellularsubstanz nun farblos blieb. Die Intercellularsubstanz war auch nie körnig wie Plasma, sondern stets ganz homogen.

In den jüngsten Theilen eines Astes trat mit Millon's Reagens in den Membranen gar keine Reaction ein, eine an ihrem stärkeren Lichtbrechungsvermögen kenntliche Intercellularsubstanz fehlte noch. Dann erschien zunächst die Intercellularsubstanz und zwar von der Oberfläche nach innen vorrückend und zunächst mit Millon's Reagens sich noch nicht färbend. Die Fähigkeit, sich zu färben, gewinnt sie erst nach und nach. In einem bestimmten Fall war sie z. B. 1 cm von der Astspitze entfernt nur in den äussersten Zellschichten vorhanden, 2 cm von der Spitze entfernt war sie schon tief eingedrungen, hatte aber noch nicht jenen Grad erreicht, den sie weitere 4 cm unterhalb aufwies.

Aus der Entwickelungsgeschichte geht also hervor, dass wir es mit einer Infiltration zu thun haben. Erst entsteht die Intercellularsubstanz — das wie gehört nicht hierher — und dann tritt erst der die Reaction bedingende Körper in ihr auf.

Die Beschränkung der Reaction auf die Intercellularsubstanz und die Entwickelungsgeschichte lehren, dass sich unser Fall nicht zu Gunsten Wiesner's verwerthen lässt, wir brauchen deshalb keine Zeit auf die Beantwortung der Frage nach der Natur des infiltrirten Körpers zu verwenden. Dass er ein Eiweisskörper ist, wird durch die Intensität der Millon'schen Reaction und die Art seines Auftretens ausgeschlossen.

Ein in chemischer Hinsicht abweichendes Verhalten der Intercellularsubstanz gegenüber der übrigen Membran scheint auch sonst bei Florideen vorzukommen. So hat Hansen jüngst angegeben, dass sie sich bei Gracilaria mit Jod und Jodkalium carminroth, mit Jod in Seewasser violett färbt. Auch bei unserem Gelidium färbt sie sich mit Jodjodkalium rothviolett. Der Körper, der diese Jodreaction giebt, kann aber mit dem die Millon'sche Reaction gebenden nicht identisch sein, denn bei Gracilaria tritt mit Millon's Reagens keine Färbung der Intercellularsubstanz ein, auch die Xanthoproteïnreaction gelingt nicht. Wir haben also neben der eigentlichen Intercellularsubstanz bei Gracilaria mindestens noch einen, bei Gelidium mindestens zwei fremde Körper anzunehmen.

Schliesslich bemerke ich noch, dass die stärkeren Formen des an den Küsten Europas weit verbreiteten Gelidium corneum die gleiche Reaction der Intercellularsubstanz mit Millon's Reagens aufwiesen. Dieses leichter erreichbare Material sei statt des capensischen G. cartilagineum für genauere Studien über die Natur des die Reaction bedingenden Körpers empfohlen.

k) Vegetationspunkte.

Krasser selbst (I, 29) hebt zwar hervor, dass es hier schwer sei, mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob die Membranen „eiweisshaltig" seien oder nicht. Wiesner dagegen behauptet mit aller Bestimmtheit, Eiweissreactionen erhalten zu haben.

Bedenkt man die Schwierigkeiten, die sich hier combiniren, um das Resultat unsicher zu machen: die Zartheit der Membranen, das massig vorhandene Protoplasma, das sich nur ausnahmsweise einmal bei Ausführung der Millon'schen Reaction von den Membranen ablöst, und die Orientirung der Membranen, die nur zufällig einmal günstig (d. h. senkrecht zur Ebene des Objectträgers) ausfällt, so versteht sich von selbst, dass sichere positive Resultate, wie sie Wiesner ganz allgemein erhalten haben will, nur ausnahmsweise wirklich erhalten werden können. Nach meinen Untersuchungen ist in vielen Fällen so viel sicher, dass die Membranen der Vegetationspunkte schwächer gefärbt werden als das Plasma, wo immer aber der Beurtheilung günstige Verhältnisse vorlagen, liess sich das Ausbleiben jeder Färbung mit Millon's Reagens und

Salpetersäure und Ammoniak sicher feststellen. So blieb bei Elodea auf Längsschnitten, die eine Medianebene in sich aufnahmen, die Aussenwand der Epidermiszellen des Vegetationskegels farblos, zarte Längsschnitte mit Epidermislappen zeigten, dass sich die Radialwände der Epidermis ebenso verhielten[1]).

Was den sogenannten „indirecten Beweis" des Eiweissgehaltes durch Peptonisiren anbetrifft, so verweise ich auf die sogleich folgenden Ausführungen über das Cambium, das überhaupt sichere Resultate zu geben versprach, weil dort wenigstens eine der Fehlerquellen, die Neigung der Membranen zur optischen Achse des Mikroskops, eher durch sorgfältige Orientirung der Schnitte vermieden werden konnte (S. 635).

l) Cambium.

Krasser (I, 30) giebt für eine ganze Reihe von Pflanzen Rothfärbung der Cambiummembranen mit Millon's Reagens an. Ich selbst studirte am eingehendsten Coleus, dessen grosszelliges Cambium mir besonders brauchbar erschien, und konnte auch bei den jüngsten Tangentialwänden keine merkliche, sichere, auf einen Eiweissgehalt hinweisende Reaction erhalten. Mit Millon's Reagens liess sich höchstens eine ganz schwache (Gelb-)Färbung beobachten, mit Salpetersäure und Ammoniak behandelt, schienen die Membranen ganz schwach gelb gefärbt zu sein. Es konnte also eine sehr geringe Reaction vorliegen, doch war in beiden Fällen nicht auszumachen, ob wirklich eine Membranfärbung vorhanden oder die Färbung nur eine scheinbare war und durch jene der enganliegenden Plasmaschläuche bedingt wurde. Ist der Querschnitt auch nur 10 μ dick, so kann die Färbung einer 0,5 μ dicken Membran (unter diesen Umständen) gar nicht mehr sicher beurtheilt werden, sobald bei Anfertigung des Querschnittes auch nur um $2^1/_2{}^0$ von der Horizontalen abgewichen wurde. Auch bei einer 1 μ dicken Membran müsste die Entscheidung schon schwer fallen. Aber sogar auf einem idealen Querschnitt müsste die Beurtheilung nur stellenweise möglich sein, weil, wie jeder radiale Längsschnitt lehrt, die Tangentialwände im

---

1) Auch nach Einwirkung von Eosin und Picrinsäure (conf. de Wèvre, I) erwiesen sich günstig orientirte Membranen auf Längsschnitten durch den Vegetationskegel von Elodea als nicht gefärbt.

Cambium gewöhnlich nicht ganz parallel der Längsachse orientirt und ausserdem noch etwas gewölbt sind[1]).

Bei der Ausführung der Raspail'schen Reaction verquollen die Membranen, ohne sich zu färben, die Reichl'schen Reactionen gaben ebenfalls negative Resultate (angewandt wurde Vanillin, Piperonal, Benzalaldehyd und Salicylaldehyd und $^1/_3$ Schwefelsäure, da die $^1/_2$ Schwefelsäure die Cambiummembranen zu stark angriff). Kaliumpermanganat rief in den Cambiummembranen nur schwache Gelbfärbung hervor, das Holz und die Bastbelege wurden schwarzbraun und braun. Diese beiden reagiren trotzdem deutlich mit Millon's Reagens, ein grösserer Gehalt an reducirenden Substanzen kann also auch hier nicht die Ursache des Ausbleibens der Millon'schen Reaction sein.

In Jodtinctur zeigte sich nichts von einer deutlichen, auf Eiweissstoffe hinweisenden Gelbbraunfärbung der Cambiummembranen. Nach Schwefelsäurezusatz quollen auch die jüngsten Tangentialwände stark auf, sie waren farblos, aber deutlichst blau gesäumt.[2]) In Chlorzinkjodlösung schien auch in den jüngsten Tangentialwänden ein entsprechendes Verhalten (Violettfärbung des Saumes) einzutreten, jedenfalls färbten sich die radialen und horizontalen Wände des Cambium deutlich violett. Besonders instructiv waren Schnitte, die radial verlaufende Reihen von Horizontalwänden aufwiesen. Da zeigte sich, dass diese sämmtlich, obwohl natürlich von sehr verschiedenem Alter, gleichmässige Violettfärbung angenommen hatten, soweit nicht die Verholzung begonnen hatte. Es wäre ein vergebliches Bemühen gewesen, bei einer 4—6 Zellen langen Reihe, welche die dauernd theilungsfähige Cambiumzelle enthalten musste, diese an der Membranfärbung herausfinden zu wollen. Ebenso wenig wäre eine solche Bestimmung an den Radialwänden der Querschnitte möglich gewesen.

Das verhältnissmässig sehr dickwandige Cambium alter Mistelzweige nahm (im Juni) mit Millon's Reagens gar keine Färbung an.[3])

---

1) Das gilt natürlich alles nur für den Fall, dass es sich um die Entscheidung handelt, ob eine Membran schwächer als das umgebende Plasma oder gar nicht gefärbt ist, ist sie stärker als dieses gefärbt, so muss das auch bei einer beträchtlichen Neigung deutlich hervortreten.

2) Es muss freilich dahingestellt bleiben, ob dies die allerjüngsten Tangentialwände waren oder ob noch jüngere verquollen, ohne sich zu färben.

3) Auch Eosin und Picrinsäure (conf. de Wèvre, I) liessen dieses Cambium ungefärbt.

Nach Wiesner geben die Cambiummembranen mit Jodpräparaten keine Cellulosereaction, und zwar in Folge ihres Eiweissgehaltes. Direct lässt sich (in unseren Fällen wenigstens) dieser Eiweissgehalt nicht nachweisen, ein Farblosbleiben der Membranen resp. eine schwächere Färbung in den zum Nachweis der Cellulose dienenden Jodpräparaten ist eher ein Beweis gegen einen Eiweissgehalt. Denn die Eiweissstoffe färben sich mit diesen, wenigstens im Allgemeinen, gelbbraun, und es wäre in einer eiweisshaltigen Membran bei Anwesenheit von Cellulose eine Mischfarbe, bei deren Abwesenheit Gelbbraunfärbung zu erwarten.

Dass die Cellulosereaction mit Chlorzinkjod nach längerem Liegen der Cambiummembranen in diesem Reagens deutlicher wird (oder erst auftritt, wie Wiesner sagt), erklärt Wiesner dahin, dass die Eiweissstoffe in Lösung gehen. Ich habe von dieser behaupteten Lösbarkeit in Chlorzinkjod bei geronnenem Hühnereiweiss, Fibrin und Vitellinkrystallen nichts gemerkt. Die nur mehr oder weniger gequollenen Objecte färbten sich nach mehr als 10 Tagen auf einen neuen Zusatz des Reagens hin gleich intensiv gelbbraun wie zuvor.

Wiesner (IV, 42 und spät. Arb.) will aber den Eiweissgehalt auch indirect nachgewiesen haben, und zwar durch die Einwirkung peptonisirenden Fermentes, die das Gelingen der Cellulosereactionen ermöglichen soll. In der That glaube auch ich beobachtet zu haben, dass ein Aufenthalt von zweimal 24 Stunden in Pepsin-Glycerin bei ca. 40° den Membranen des Cambium die Fähigkeit gab, mit Chlorzinkjod schneller und intensiver als zuvor zu reagiren. Dasselbe Resultat erhielt ich aber auch, wenn die Schnitte gleich lang bei gleicher Temperatur in 0,2% Salzsäure verweilt hatten[1]). Das verwandte Pepsin-Glycerin enthielt ebenfalls 0,2% Salzsäure. Der Pepsingehalt war also ganz überflüssig, die Salzsäure allein genügte die Aenderung herbeizuführen. Das Plasma verlor dabei, wie auch sonst beobachtet wurde (S. 609), die Fähigkeit, mit Millon's Reagens roth zu werden, die Gelbfärbung mit Jodpräparaten trat aber noch ebenso gut hervor.

Die Erklärung, die Wiesner von diesem Verhalten der jugendlichen Membranen giebt, ist eine von vielen möglichen, und zwar

1) Klebs (I, 452) hat bereits vermuthet, dass die Salzsäure die Rolle des reinigenden Mittels spiele.

die wenigst wahrscheinliche, sobald wir an das übrige mikrochemische Verhalten denken, vor allem an die eben mitgetheilte Thatsache, dass das Zellplasma der so behandelten Schnitte noch die gleiche Jodreaction giebt wie zuvor.

Vom Standpunkte Wiesner's aus hätte sich ein Eiweissgehalt der Membranen auf ihrem cambialen Zustand am sichersten nachweisen lassen müssen, sicherer als im erwachsenen. In den jugendlichen Membranen müsste ganz allgemein (Plasma und damit) Eiweiss vorhanden sein, in den erwachsenen könnte es erhalten bleiben oder verwandelt oder entfernt werden. Jede beliebige Pflanze müsste im cambialen Gewebe (die Vegetationsspitzen inbegriffen) die Reactionen geben, die bei erwachsenen Geweben ganz wohl nur bei einer Anzahl von Gewächsen beobachtbar bleiben könnten. Statt dessen sehen wir die Millon'sche Reaction (die einen Massstab für den Eiweissgehalt der Membranen geben würde, falls ein solcher vorhanden wäre), bei cambialen Membranen zum allermindesten schwächer eintreten als bei erwachsenen, also gerade das umgekehrte Verhalten. — Muss doch einmal eine Einwanderung eines die Reaction bedingenden Stoffes angenommen werden, so liegt es auf der Hand, die direct nicht völlig sicher zu beantwortende Frage, ob im cambialen Zustand eine ganz schwache Reaction eintritt oder (nur eine scheinbare und deshalb) gar keine, dahin zu beantworten, dass wirklich gar keine eintritt, sobald es sich wirklich um die allerjüngsten Zustände handelt.

Das Hauptergebniss des bisher Mitgetheilten ist folgender Satz: In keinem einzigen der genauer untersuchten Fälle lässt sich in den Zellmembranen mit einiger Sicherheit Eiweiss nachweisen, in fast allen Fällen ist dagegen der Eiweissgehalt mit völliger Sicherheit ausgeschlossen.

Im Uebrigen lassen sich die Fälle, für die, hauptsächlich von Krasser, ein Eiweissgehalt angegeben wurde, soweit ich sie besprochen habe, in drei Kategorien bringen:

I. Es tritt keine oder keine deutliche Reaction ein:
 Allium Cepa, Epidermis der Zwiebelschuppe.
 Spaltöffnungen von Chlorophytum und Oncidium.
 Cambium von Viscum, Coleus etc.

Vegetationspunkte der Bromeliaceen, von Elodea etc.
Sticta pulmonaria, Peltigera, Ecklonia, Chondrus, Eucheuma.

II. Die Reaction wird durch einen Körper hervorgerufen, der erst beim Absterben aus dem Zellinhalt austritt und von den Membranen gespeichert wird:
Collenchym von Begonia.

III. Die Reaction wird durch einen Körper bedingt, der allmählich (während des Lebens) in die Membranen eintritt und dort festgehalten wird:

1. Der Körper ist vermuthlich Tyrosin:
   Bromeliaceen.
   Zea Mays, Stengel, Blatt.
   Chlorophytum, verholzte Membranen, und vielleicht allgemein die mit Millon's Reagens sich röthenden, verholzten Membranen.
2. Es handelt sich um zur Zeit völlig unbestimmte und unter sich verschiedene Körper:
   a) Zea Mays, Fruchtschale und Aleuronschicht.
   b) Polytrichum.
   c) Gelidium, Intercellularsubstanz.

An dieser Stelle möchte ich noch eine unrichtige Angabe corrigiren. Krabbe (I, 419) beobachtete an den local erweiterten Bastzellen von Linum usitatissimum „dort, wo die Zellhäute mit dem eingeschlossenen Plasma in Berührung stehen", abweichende Reaction der Membranen. Mit Jodlösungen wurden sie braun, bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung unterblieb die Cellulosereaction. Krabbe nimmt eine Infiltration mit Eiweissstoffen an. Dieselbe Erscheinung fand ich auch bei Linum augustifolium.

Die abweichend reagirenden Stellen sind einfach verholzt, wie die Behandlung mit den einschlägigen Reagentien (Phloroglucin und Salzsäure, Thallinsulfat, Phenol und Salzsäure) ohne Weiteres zeigt. Der Zusammenhang mit eingekapseltem Plasma ist oft deutlich, oft auch nicht festzustellen. Auf derselben Höhe des Stengels

sind manche Bastzellen schon ganz verholzt, andere noch ganz unverholzt, daneben existiren zahlreiche Uebergänge, indem einzelne Zellen mit Chlorzinkjodlösung Mischfarben geben, andere gelb und violett gefleckt erscheinen. Soweit die localen Erweiterungen am Stengel hinaufreichen, soweit reisst die Rinde auf und von diesen Rissen aus scheint sich die Verholzung auszubreiten. Bei der einzelnen Membran schreitet der Process centripetal fort (vergl. auch Taf. XXVI, Fig. 3), mit ihm ist, wie Krabbe bereits beobachtet hat, keine merkliche Volumzunahme der sich verändernden Stellen verbunden[1]).

Hier dürfte die richtige Stelle sein, um Wiesner's „quantitative Bestimmung der Eiweisskörper" (Krasser, II) in den Membranen von Polyporus fomentarius kurz zu besprechen.

Wiesner (IV, 44) theilt mit, dass er sich den Stickstoffgehalt des noch wachsthumsfähigen Gewebes dieses Pilzes zu 2,34 % habe bestimmen lassen. Nun heisst es: „Nimmt man die durchschnittliche Stickstoffmenge eines Eiweisskörpers mit 16 % an, so entspricht der angegebene Stickstoffgehalt einer Menge von 14,6 % Eiweiss. Da in wachsenden Pflanzentheilen die Hauptmasse der Eiweisskörper im Protoplasma auftritt, dieses aber auf organische Trockensubstanz bezogen, nur etwa zwei Drittel Eiweisskörper enthält, so wäre die Annahme nicht unberechtigt, dass das Gewebe 14 % absolut trockene Protoplasmasubstanz enthält." (!) Wiesner will sich jedoch mit 10 % genügen lassen. „Da der Stickstoff in diesem Gewebe wie in anderen in chemischer Beziehung genauer untersuchten Geweben noch in Form anderer Verbindungen auftreten dürfte, die allerdings sonst zum grössten Theil im Protoplasma ihren Sitz haben, so wäre ein Gehalt von 10 % Protoplasma eher zu niedrig als zu hoch geschätzt." Da sich nun der kubische Inhalt

1) Das beschriebene Verhalten ist vielleicht auch in technisch-mikroskopischer Hinsicht interessant. Soviel ich weiss, werden die Bastzellen von Linum usitatissimum immer als unverholzt beschrieben. Gewöhnlich fehlen die local erweiterten und theilweise verholzten Zellen der Gespinnstfaser, sie werden, wie Krabbe bereits hervorhob, wohl bei der Bearbeitung entfernt. Wenn sie aber zufällig einmal erhalten geblieben sind, müsste die so beliebte Probe auf die Herkunft eines Papieres mit Phloroglucin und Salzsäure, ohne die genaueste mikroskopische Analyse, irreführen.

der jugendlichen Zellwand zu dem kubischen Inhalt des Lumens wie 87 : 1 verhalte, finde bloss der achte Theil des Protoplasma im Zellinhalt Platz.

Die kurze, aber treffende Kritik, die Klebs (I, 453) dieser Berechnung angedeihen liess, blieb unberücksichtigt, später (VII, 147) heisst es in einer „allgemeiner verständlichen" Form einfach: „Es beträgt die Menge der Eiweisskörper im wachsthumsfähigen Gewebe von Polyporus fomentarius über 10 Procent" u. s. w.

Es wird kaum nöthig sein, darauf hinzuweisen, dass die Annahme, der analytisch festgestellte Stickstoffgehalt eines Pflanzentheiles werde ganz oder zu $^{10}/_{14}$ von Eiweisskörpern geliefert, so richtig sie auch für einen concreten Fall sein kann, für unseren speciellen Fall vollständig aus der Luft gegriffen ist. Natürlich lässt sich aus den gegebenen Thatsachen einzig schliessen, dass nur ein Theil des in der Trockensubstanz des Pilzes überhaupt vorhandenen Stickstoffes in den Zelllumina Platz hat und der grössere Theil des Stickstoffes in den Membranen stecken muss, was man vor Wiesner so ausdrückte: „Die Pilzcellulose ist stickstoffhaltig." In welcher Verbindung der Stickstoff in den Membranen steckt, das hätte Wiesner erst zeigen müssen. Nach den neuen Untersuchungen Winterstein's (I, 442) ist die „Pilzcellulose" selbst stickstoffhaltig, und zwar schwankt der Gehalt an N bei Polyporus officinalis zwischen 2,64 % und 2,68 % des Trockengewichtes, etwas mehr als Wiesner für die gesammte Trockensubstanz seines Polyporus fomentarius angiebt. Dass Eiweiss an dem Stickstoffgehalte Schuld sein könne, stellt Winterstein direct in Abrede; ob neben Cellulose eine andere incrustirende Substanz oder eine stickstoffhaltige, sonst der Cellulose ähnliche Verbindung vorliegt, lässt er unentschieden, nach Gilson (I, 419) ist eher das Letztere der Fall.

Dass „das Lumen der genannten Hyphen schon zur Zeit des Wachsthumes oft so klein ist, dass für ausreichende Mengen von Protoplasma in solchen Zellen kein Raum zu sein scheint", ist durch gar nichts bewiesen. Wir wissen ja gar nicht, wie gross eine „ausreichende Plasmamenge" ist. — Der directe Nachweis von Eiweiss in der Membran ist nicht geführt, da Millon's Reagens, nach Wiesner selbst, nur ein sehr zweifelhaftes Resultat giebt und das Auftreten einer deutlichen Färbung mit Alloxan nach dem früher

Mitgetheilten ohne Bedeutung ist. Mir selbst stand der Pilz nicht in lebendem Zustande zur Verfügung.

Wir kommen nun zur zweiten Frage:

II. Enthält die Zellhaut, zum Mindesten so lange sie wächst, lebendes Protoplasma, ist ihr Wachsthum ein actives?

Der Nachweis von Eiweiss in der Membran hätte Wiesner die Möglichkeit gegeben, „allerdings in Verbindung mit zahlreichen anderen Eigenschaften der Haut", auf deren Gehalt an Protoplasma zu schliessen. Da nach dem Vorstehenden dieser Nachweis als durchaus misslungen angesehen werden muss, wäre die Frage nach der Anwesenheit von Protoplasma in den Membranen, vom Standpunkte Wiesner's und seiner Schüler aus, schon gänzlich entschieden, und zwar in negativem Sinne, da nach ihnen das Plasma stets eiweisshaltig ist. Diese Anschauung wird jedoch hin und wieder angefochten (in neuester Zeit z. B. von Crato, I, 194). Schon deshalb wollen wir die „zahlreichen anderen Eigenschaften" der Membran, die für den Gehalt an Plasma sprechen sollen, etwas in's Auge fassen. Sollte sich dabei ein negatives oder wenigstens überwiegend negatives Facit ergeben, so wäre das eine willkommene Bekräftigung der Ergebnisse, zu denen wir im vorigen Abschnitte gelangt sind; wäre das Resultat ein positives oder doch überwiegend positives, so würde daraus folgen, dass entweder das Dermatoplasma, zum mindesten in allen unseren Fällen, keine Eiweissstoffe enthält, oder dass sich die Eiweissstoffe, trotz ihres Vorhandenseins, nie nachweisen lassen. Die Gründe, die für den Plasmagehalt sprechen sollen, müssen natürlich zwingend oder doch wenigstens sehr plausibel sein, diesen beiden unwahrscheinlichen Suppositionen gegenüber; die blosse Möglichkeit, eine Eigenschaft der Membran auf solche Weise zu erklären, beweist natürlich nichts.

Unter den Beweisen für das Leben der Zellmembran im Sinne Wiesner's, also in Folge der Anwesenheit von Protoplasma, steht voran das positive Resultat, das Krasser (I, 37) einige Male mit Löw und Bokorny's Reagens auf „organisirtes, lebendes Eiweiss"

(richtiger „actives Eiweiss") erhalten hat, besonders deutlich bei den Tüpfelgefässen von Zea Mays (Keimpflanze) und in den Epidermiswänden von Allium Cepa (Querschnitte durch frische Zwiebelschuppen), spärlicher bei den Bromeliaceen.

Wir beschäftigen uns hier gar nicht mit der immer noch unentschiedenen Frage, ob Löw und Bokorny's Reaction wirklich so zu deuten ist, wie es diese Autoren wollen, wir haben das nicht einmal nöthig.

Darin, dass die Membranen der Tüpfelgefässe von Zea die „Lebens-Reaction" gegeben haben sollen, kann ich an und für sich nicht (mit Klebs und Strasburger) ein Unding sehen, denn nimmt man das Dermatoplasma an, so kann man sich auch vorstellen, dass es lebendig bleibt, wenn das Plasma des Zelllumens entfernt wird oder abstirbt. Dagegen darf gewiss mit Recht getadelt werden, dass Krasser die nächstliegende Controle, nämlich die Einwirkung des „Reagens auf Leben" auf getötete Schnitte, entweder gar nicht vorgenommen hat, oder, falls er sie wirklich ausgeführt hat, die Resultate verschweigt.

Meine eigenen Versuche stellte ich zunächst mit Lösung „A" und „B" an Bromeliaceenblättern und etiolirten Keimpflanzen von Zea Mays an, und zwar an ziemlich dicken Querschnitten. Die erhaltenen Membranfärbungen variirten zwischen gelblich, gelb, gelbbraun und grau, grauschwarz; Violett trat nur in Folge nachträglicher Lichtwirkung auf. Die Graufärbung soll bekanntlich „lebendes" Eiweiss, die Gelbfärbung Glycosen und Gerbstoffe andeuten. Beide waren bei demselben Object und Organ stets auf die gleiche Weise über die Querschnittfläche vertheilt. Die schönste „Lebens-Reaction" erhielt auch ich in den Membranen der Gefässe. Von der Fläche betrachtet, waren auch die auf dem Querschnitt scheinbar intensiv gefärbte Membranen nur schwach gefärbt und zwar, worauf ich besonders Gewicht lege, gleichmässig bis zu äusserst an die durch das Messer gemachten Ränder. Ganz gleich verhielten sich die graugefärbten Membranen des Grundparenchym von Bromeliaceenblättern an den Rändern, die vorher gemachte Längsschnitte bei den Querschnitten bildeten. Das Dermatoplasma, als Ursache für das Eintreten der Reaction gedacht, müsste stets eine ganz exceptionelle Resistenz besitzen, da es durch das Zerschneiden ganz und gar nicht gelitten hätte. Diese eine Thatsache reducirt schon die Wahrscheinlichkeit

für Krasser's und Wiesner's Auffassung der Reaction fast auf Null.

Völlig ausgeschlossen aber wird diese Auffassung, wenn wir das Verhalten getödteter Schnitte berücksichtigen. Schnitte, die eine Stunde in Aetherdampf oder Chloroformdampf verweilt hatten, die über Schwefelsäure und bei 100° im Trockenschrank ausgetrocknet worden waren, reducirten die Silberlösung genau wie lebende Schnitte, oder (die mit Aether und Chloroform behandelten) sogar etwas stärker. Auch die auf Zucker deutende Gelbfärbung fiel kräftiger aus, ähnliches beobachteten auch Löw und Bokorny an ihren mit Aether getödteten Spirogyren.

Lagen die Schnitte eine Stunde in absolutem Alkohol oder wurden sie einige Minuten lang gekocht, so trat die Reaction beträchtlich schwächer ein. Es könnte dies, für sich allein genommen, ebensogut darauf beruhen, dass in der Membran lebendes Eiweiss getödtet wurde, als darauf, dass durch den Alkohol oder das kochende Wasser ein anderer Stoff reactionsunfähig gemacht oder geradezu entfernt (ausgezogen) wurde. Ziehen wir aber bei der Beurtheilung die anderen bereits mitgetheilten Thatsachen auch heran, so leuchtet ein, dass man dies Verhalten nicht durch die Annahme einer Abtödtung von lebendem Dermatoplasma erklären darf[1]).

Hält man noch eine weitere Bekräftigung unserer Annahme, die Reaction werde nicht durch „actives" Eiweiss bedingt, am Platz, so kann ich auf das verschiedene Verhalten der Querschnitte durch ungleich alte Stellen von Stützwurzeln der Zea Mays verweisen. Schnitte, 2—3 mm von der Spitze entfernt, also mit durchaus embryonalem Gewebe, reagirten mit Lösung A im Ganzen viel intensiver als Schnitte, die derselben Wurzel 10 cm von der Spitze entfernt entnommen worden waren. Genauere Betrachtung zeigte, dass dieser Unterschied ganz auf Rechnung des Zellinhaltes zu setzen war und die Membranen der ersteren Schnitte im Gegentheil (fast?) gar

1) Ich will nicht verschweigen, dass meine Versuche, dieselbe Reaction mit einer concentrirteren alkalischen Silberlösung (etwa 0,5 %, durch Fällen der Nitratlösung mit Ammoniak und sorgfältiges Lösen des Niederschlages hergestellt) bei Allium Cepa hervorzurufen, ein negatives Resultat ergaben. Die Deutung dieses Verhaltens mag dahingestellt bleiben, nur soviel sei bemerkt, dass gegenüber den übrigen negativen Argumenten hier eine Deutung, wie sie Loew und Bokorny für das ähnliche Verhalten des Spirogyrenplasma geben, wenig für sich hat.

nicht, die der letzteren deutlich reagirt hatten. Und doch sollten die jüngsten Membranen intensiver reagirt haben, ihres grösseren Gehaltes an lebendem Plasma halber! Da das Zellplasma im embryonalen Gewebe reagirt hatte und das Membranplasma doch kaum viel empfindlicher sein würde als das Zellplasma, so geht aus dem Angeführten hervor, dass die Membran erst allmählich ihre Reactionsfähigkeit erlangt, eine Thatsache, die schlagend gegen die Annahme Krasser's und Wiesner's spricht.

Bei den bisher betrachteten Fällen geben die Membranen wenigstens mehr oder weniger deutlich mit Millon's Reagens Rothfärbung. Nach Krasser nehmen aber auch „die Epidermismembranen der Zwiebelschuppen von Allium Cepa mit Lösung „A" Graufärbung an, was ich bestätigen konnte. Da sich in diesen Membranen auf keine Weise Eiweiss mikrochemisch nachweisen lässt (S. 625), so lehrt dies Verhalten — wenigstens dem, der nicht an „unnachweisbares" Eiweiss glaubt —, dass auch andere Dinge als actives Eiweiss mit Loew und Bokorny's Reagens Graufärbung geben können und dass also kein Zwang vorliegt, die Graufärbung ausschliesslich als durch actives Eiweiss bedingt anzusehen, sobald sie nur überhaupt auftritt. Zum Mindesten in der Membran kann sie recht gut auf der Gegenwart aldehydartiger Körper beruhen — deren Gegenwart wenigstens in verholzten Membranen sehr wahrscheinlich ist (Zimmermann, II, § 256) —, ohne dass diese mit den theoretischen Aldehydgruppen im Eiweissmolecül identisch gesetzt werden müssten.

Eine weitere Stütze für seine Annahme findet Wiesner (IV, 40 u. spät. Arb.) in dem überaus häufigen Vorkommen aromatischer Verbindungen, wie Coniferin, Vanillin etc., neben der Cellulose in der Membran. Ein wenigstens zeitweiliger Gehalt an Protoplasma „klärt dies Verhalten mit einem Schlage auf". Sehen wir uns diese Aufklärung etwas näher an!

Wir sind bei der Verholzung leider gerade über die Hauptfragen durchaus nicht im Reinen. Wiesner stellt seiner Ansicht nur die gegenüber, dass das Coniferin etc. Spaltungsproducte der Cellulose seien. Es lässt sich jedoch nicht bestreiten, dass eine dritte Möglichkeit existirt, nämlich die Infiltration der Cellulosemembran (unter Speicherung) durch die, im Protoplasma

des Zelllumen gebildeten Stoffe. Die Frage spitzt sich also zunächst darauf zu, ob bei der Verholzung eine merkliche, dem Verholzungsgrade entsprechende Volumvergrösserung resp. Verdichtung der Membran vor sich geht oder nicht, eine Frage, die sich an günstigen Objecten durch mikrometrische Messungen etc. entscheiden liesse. Zur Zeit könnte ich nur eine Beobachtung anführen, aus der das Ausbleiben einer Volumzunahme der verholzenden Membranen hervorgeht, die partielle nachträgliche Verholzung der Bastfasern von Linum (S. 638).

Die Annahme einer Umwandlung der Cellulose lässt sich also einstweilen noch gar nicht ausschliessen, doch will ich gerne zugeben, dass sie sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich besitzt. Ich nehme vielmehr mit Wiesner an, dass die aromatischen Verbindungen im Plasma entstehen. Es frägt sich nur, ob Infiltration der Membranen oder Entstehung in den Membranen vorliegt. Ich will nun zeigen, dass auch bei der Annahme, sie entständen in oder aus dem Dermatoplasma, eine Infiltration angenommen werden muss, dass also die Annahme Wiesner's, statt den Sachverhalt „mit einem Schlage" zu erklären, im Grunde genommen ihn nur noch complicirter macht, ohne etwas zu erklären.

Da die Verholzung ein nachträglicher Process ist und eine Membran, die Cellulosereaction giebt, fertige Dermatosomen enthalten muss, so lassen sich, die Richtigkeit der Vorstellungen Wiesner's vorausgesetzt, für das Auftreten der die Verholzung bedingenden Stoffe nur zwei Möglichkeiten denken: entweder sie bleiben im Dermatoplasma resp. in den aus diesem entstehenden Bindesubstanzen zwischen den Dermatosomen liegen, oder sie dringen noch nachträglich in die Dermatosomen ein. Die erste Möglichkeit ist sicher nicht realisirt, die directe Beobachtung zeigt vielmehr, dass die Stoffe auch in den Dermatosomen enthalten sein müssen. Auch Wiesner selbst (VII, 140) sagt, dass „in dem kleinsten Partikelchen einer Gefässwand, das überhaupt noch deutlich gesehen werden kann," Cellulose, Vanillin, Coniferin etc. enthalten seien.

Wiesner mag sich also wenden, wie er will, er wird nicht über die Annahme hinweg können, dass wenigstens ein Theil der Verholzung auf einer nachträglichen Infiltration der Dermatosomen beruht. Ob wir aber Infiltration der einzelnen Dermatosomen vom umgebenden Dermatoplasma aus annehmen, oder Infiltration der

ganzen Celluloselamellen vom Zellplasma aus, dem Zellleib im alten Sinne, bleibt sich völlig gleich, die Weite des Weges, den das incrustirende Material zurücklegen muss, ist nicht so verschieden, dass sie irgend eine Rolle spielen könnte.

Die wirklichen Schwierigkeiten, die der Verholzungsprocess bietet (conf. S. 621), werden durch Wiesner's Annahmen doch nicht erklärt und der ganze Vorgang nur complicirter gemacht, wie ich schon oben gesagt habe. Lässt sich der Plasmagehalt nicht auf andere Weise beweisen, so bietet das Auftreten der aromatischen Körper in der Membran auch keinen Beweis.

Fernerhin geht nach Wiesner (IV, 9; VII, 151) schon aus der Existenz der Plasmaverbindungen zwischen den einzelnen Zellen eines Gewebes ein „Plasmagehalt" der Membranen hervor. Dies ist ja zweifellos richtig, dieser Plasmagehalt und der, den Wiesner sich denkt, sind aber nicht identisch. Denn wenn Wiesner behauptet, dass die sichtbaren Plasmaverbindungen nur einen speciellen Fall des Auftretens lebender Substanz in der Membran bilden, so ist das eben eine Behauptung, für die eine Möglichkeit nicht in Abrede gestellt werden kann, mit der Existenz dieser Möglichkeit aber ist nichts bewiesen.

Wenn wir überhaupt derartige Argumente oder „Wahrscheinlichkeiten" in Betracht ziehen wollen, so spricht meiner Meinung nach Existenz und Ausbildung der sichtbaren Plasmaverbindungen eher gegen Wiesner's Anschauungen.

Die Plasmaverbindungen treten in zwei verschiedenen Typen auf, die wir der Kürze halber als Avena-Typus und Phönix-Typus bezeichnen können. Wiesner kann eigentlich nur den, soviel ich weiss, auf gewisse Endosperme beschränkten Avena-Typus als „speciellen" Fall seiner Membranstructur anführen.

Warum der Phönix-Typus, der sich doch viel weniger eng an die von Wiesner supponirte Membranstructur anschliesst, der weitaus häufigere ist, bleibt unerklärt. Unverständlich bleibt auch, warum die beiden Typen sich so streng ausschliessen, selbst in derselben Gattung (Strychnos Nux vomica und Strychnos potatorum), wenn doch beim Phönix-Typus die Stränge des Avena-Typus ebenso gut vorhanden wären, und es sich nur um ihre Verstärkung bis zum Sichtbarwerden handeln würde.

Warum müssten überhaupt die Protoplasten noch extra sichtbare Verbindungen besitzen, wenn sie schon so wie so durch lebende, in allen Richtungen des Raumes verlaufende Plasmastränge, durch die Membranen hindurch verbunden wären? Der Stoffwanderung wegen doch sicher nicht, denn diese muss doch zum Wachsthum des Dermatoplasma und der Dermatosomen bis zur Mittellamelle hinein stattfinden, warum auch nicht gleich durch die ganzen Membranen hindurch?

Von der alten Ansicht über den Bau der Membran aus ist das eher verständlich. Die Membran lässt wahrscheinlich gewisse Stoffe (z. B. Eiweiss) nicht passiren — weil sie sie (wie ich mich wenigstens für das Eiweiss und bestimmte Membranen selbst überzeugt habe) überhaupt nicht aufnehmen kann. Die beiden Typen sind im Wesentlichen Constructionsvariationen, der Avena-Typus entspricht auch vielleicht, nach seinem Vorkommen zu schliessen, erhöhten Anforderungen, wenngleich die grössere Zahl der Perforationen durch die Kürze des Weges beim anderen Typus theilweise compensirt werden mag; das erklärt vielleicht, warum sie nicht combinirt vorkommen.

Wiesner (VII, 152) glaubt weiterhin, dass die Verwachsungserscheinungen von Membranen nur bei Annahme seines „Dermatoplasma" erklärt werden könnten.

Dass die Substanz zwischen zwei verwachsenen Zellen einer halbirten Kartoffel in ihrem Verhalten Macerationsmitteln gegenüber genau jener zwischen den in normalem Verbande stehenden entspricht, mag richtig sein, wie dies Verhalten aber für die Gegenwart von Membranplasma sprechen soll, ist mir völlig unbegreiflich. Wird die gleiche Substanz zum Verkitten der zusammenstossenden Membranen verwandt, wie zur Bildung oder Verstärkung der Mittellamelle im normalen Zellgewebe, so muss das Verhalten gegenüber Macerationsmitteln das gleiche sein. Warum soll die Substanz, die im normalen Gewebe so oft die Zellhautschichten passiren muss, als die Intercellularsubstanz vermehrt wird, nicht auch die aufeinanderstossenden Membranen durchwandern können?

Discutirbarer wäre die Frage nach dem Plasmagehalt der verwachsenden Membranen, wenn diese wirklich in „lebende Verbindung" treten würden. Das ist aber nicht bewiesen.

Zunächst scheint mir bei verwachsenden Kartoffelhälften, auf die Wiesner Gewicht legt, das weitere Verhalten, nach den von Figdor (I, 183) mitgetheilten und Wiesner doch wohl bekannten Thatsachen, eher gegen als für die Herstellung einer „lebenden Verbindung" zu sprechen. Sind die Hälften wirklich wieder „organisch" verbunden, so ist es unverständlich, warum sich jede nachträglich gegen die andere doch noch durch einen Korkmantel abschliesst, trotz des schönen verbindenden Gewebes. Das zeigt doch wohl an: Die Zellen stossen zwar aufeinander, treten aber nicht in richtigen organischen Verband.

Dass die Thyllen correspondirende Tüpfel besitzen, hat schon der Ungenannte betont, dass ihr plasmatischer Inhalt durch Poren in Communication trete, ist nicht bewiesen. Nach Kienitz-Gerloff (I, 16) stehen dem Nachweis zur Zeit jedenfalls technische Schwierigkeiten (Quellungsunfähigkeit der Membranen) entgegen, so dass eine directe Entscheidung nicht getroffen werden kann.

Wenn nun Wiesner auch meint, es sei widersinnig, an der plasmatischen Verbindung der Zellen eines lebenden Gewebes oder eines einheitlich wirkenden Organes zu zweifeln, sobald sie sich nicht direct nachweisen lasse, so mag das im Allgemeinen ganz richtig sein, in unserem speciellen Falle liegt die Sache doch anders. Hier soll durch die Existenz der Plasmaverbindungen eine weitgreifende Thatsache demonstrirt werden, da darf man doch nicht ihre Existenz mit einer allgemeinen Bemerkung beweisen wollen!

Aus dem, was man von der Function der Thyllen weiss (Wieler, I, 35), kann man zur Zeit keine Nöthigung zur Ausbildung von Plasmaverbindungen zwischen den einzelnen Thyllen herleiten. Dienen sie zur Verstopfung der Gefässe etc., so wären solche Verbindungen eher widersinnig als am Platze, dienen sie als Stärkespeicher, so ist ihre Verbindung durch Plasmastränge nicht nöthig, es genügt die Verbindung mit den Mutterzellen. Eine gewisse Erleichterung im Stoffaustausch ist übrigens ja schon durch die Ausbildung der Tüpfel allein geschaffen.

Aber wenn sich auch nachweisen liesse, dass verwachsende Zellen Plasmaverbindungen unter sich ausbilden, so wäre das Zustandekommen auf dem Wege, den Wiesner annimmt (durch Verstärkung von bereits vorhandenen Strängen), nur eine der gegebenen

Möglichkeiten, nicht die einzige. Sind nämlich die vorliegenden Angaben in der einschlägigen Literatur richtig, so giebt es Fälle, wo die plasmatische Verbindung im normalen Gewebe nachträglich zu Stande kommt und bei denen es sich auch zeigen lässt, dass sie nicht durch Verstärkung bereits vorhandener Stränge entstehen. Ich gedenke darauf an anderer Stelle zurück zu kommen.

Ein weiteres Argument **Wiesner's** (VII, 153) ist folgendes: Die Radialwände der Cambiumzellen eines Coniferenstammes müssten nach der alten Auffassung — mögen sie nun durch Dehnung und Apposition oder durch Intussusception wachsen — Partien enthalten, die vor 100 Jahren, vor 99 Jahren etc. gebildet wären. Dies sei nicht annehmbar, naturgemäss sei „die ganze Cambiumzelle als eine lebende Einheit zu betrachten, so dass die lebende Substanz der ganzen Zelle“ (also auch die Zellhaut) „gleichen und jungen Datums sei“.

Diese ganze Ausführung ist ausserordentlich charakteristisch.

Nehmen wir an, wir hätten eine Cambiuminitiale im Sinne von **Sanio** und **Mischke** (I) vor uns, so wäre nach der ersten Theilung im Frühjahr die Substanzmenge, mit der eine Radialwand den Winter überstand, auf $^1/_2$, nach der zweiten Theilung auf $^1/_4$, nach der dritten auf $^1/_8$, nach der vierten auf $^1/_{16}$ herabgesetzt. Bezeichnen wir die Substanzmenge der Wand vor der ersten Theilung mit a, den Zuwachs vor der zweiten Theilung mit b, jenen vor der dritten mit c, vor der vierten mit d, vor der fünften mit e, so bestände vor dieser fünften Theilung die Membran nun aus $\frac{1}{16}a$, $\frac{1}{16}b$, $\frac{1}{8}c$, $\frac{1}{4}d$ und $\frac{1}{2}e$. Mit der Zunahme der Theilungen nimmt a rapid ab: nach der fünften Theilung ist noch $\frac{1}{32}a$, nach der sechsten $\frac{1}{64}a$, nach der zehnten $\frac{1}{1024}a$, nach der zwanzigsten $\frac{1}{1048576}a$, nach der dreissigsten $\frac{1}{1073741824}a$, allgemein ausgedrückt nach der **n**ten Theilung $\frac{1}{2^n}a$ vorhanden. Theilte sich die Initiale auch nur fünfmal im Jahr, so wäre bei einem 100jährigen Stamme n = 500 und die anfängliche Substanz auf ein Quantum reducirt, das durch einen Bruch ausgedrückt wäre, dessen Zähler 1 und dessen Nenner eine mehr als 150stellige Zahl wäre!

Dieselbe Rechnung lehrt aber auch, dass schon nach der neunzehnten Theilung, also höchstens nach vier Jahren $\left(\frac{1}{524288}a\right)$, wahrscheinlich keine (zum Stamm tangentiale) Atomreihe aus dem alten a in der Wand vorhanden sein wird, wenn wir für die radiale Ausdehnung der Cambiumzelle eines Kieferstammes 8 μ rechnen und für die Grösse (den Durchmesser) der Atome das von Thompsen festgestellte mögliche Minimum von $\frac{1}{500000000}$ eines Millimeters! Wir dürfen also gewiss sagen, dass nach je vier Jahren die Substanz der Radialwände einer Cambiuminitiale einer völligen Erneuerung unterworfen ist.

In neuerer Zeit hat Raatz (I) die Existenz einer Initiale im Sinne Sanio's und Mischke's geleugnet und an ihre Stelle die „dauernd theilungsfähige Cambiumzelle" gesetzt. Dies ändert an unseren Ausführungen nichts Wesentliches, die „dauernd theilungsfähige Cambiumzelle" muss sich jährlich doch mindestens zweimal theilen, in Wirklichkeit thut sie das jedenfalls öfter.

Ebenso gleichgültig ist es im Wesentlichen für die Ausführungen, ob die Wand durch Dehnung und Apposition oder durch Intussusception wächst.

All' das Angeführte gilt natürlich auch für das Plasma der Cambiumzelle, sobald wir annehmen dürfen, dass das noch vorhandene Plasma der eben getheilten Zelle sich während des auf Einlagerung neuer Substanz beruhenden Heranwachsens gleichmässig vertheilt. Dies ist durchaus wahrscheinlich, und die bleibenden Radialwände und das bleibende Plasma der Cambiumzelle enthalten dann procentisch gleichviel Substanz von den älteren Theilungsschritten her. Es ist also auch nach der alten Auffassung die ganze Substanz der Cambiuminitiale gleichalten und gleichneuen Ursprungs, wie dies Wiesner nur durch seine Theorie erklären zu können glaubt.

Das alles sind ja nur die allerelementarsten Vorstellungen, doch zeigen die Ausführungen Wiesner's, dass es nöthig ist, sie einmal hervorzuheben.

Endlich weist Wiesner (VII, 154) auf die Ungleichmässigkeiten im Membranwachsthum hin, die die Anwesenheit lebender Substanz in der wachsenden Membran nöthig erscheinen lassen.

Das erstangeführte Beispiel, die Bildung der Cystolithen bei Goldfussia, scheint mir nicht gerade glücklich gewählt zu sein. Warum es „höchst bedenklich" ist, hierbei die Zellhaut eine rein passive Rolle spielen zu lassen, wird nicht gezeigt. Neu ist die Behauptung, dass „alle Bemühungen, vom Standpunkte der Appositions- und Intussusceptionstheorie aus die Bildung dieser exorbitanten inneren Vorsprungsbildungen der Zellhaut zu erklären, gescheitert seien", richtig ist sie aber nicht, so lang man nicht an eine tiefergehende Erklärung denkt, als bloss an jene des Wachsthumsvorganges, und diese tiefere Erklärung wird auch nicht durch die Annahme lebender Substanz im wachsenden Cystolithen gewonnen.

Was die Bildung von Stacheln, Höckern etc. an Haaren anbetrifft, so ist gar nicht zu verstehen, warum sie nicht, bei stärkerer localer Ernährung vom Plasma aus, das der auswachsenden Stelle anliegt, durch moleculares Intussusceptionswachsthum zu Stande kommen könnten.

Etwas anderes wäre es freilich, wenn wir z. B. scharf bestimmte Höcker auf Lamellen auftreten sehen würden, die, aus dem Contact mit dem Plasma gerückt, weiter wachsen. Dann könnte man einen Gehalt der Membranen an Plasma discutiren. Dies ist jedoch, nach unseren jetzigen Kenntnissen, nie der Fall, ich habe vielmehr schon früher betont, dass die primären Blasen von Apiocystis und Gloeocapsa und wohl auch die „Mantelscheiden" von Neomeris, getrennt vom Plasma, dem Volum nach gewaltig, aber ohne wesentliche Gestaltsänderung, weiter wachsen (III, 259).

Die Membranbildung bei Oedogonium scheint mir nur zu beweisen, dass die Sachs-de Vries'sche Turgorwachsthumstheorie nicht richtig sein kann, jedenfalls zwingt sie nicht zur Annahme von lebendem Protoplasma im Ringe.

Auch das eben erwähnte Wachsthum von Membranlamellen, getrennt vom lebenden Plasma, sucht Wiesner für seine Anschauung zu verwerthen, freilich nur unter Berücksichtigung der Angaben Cramer's über Neomeris (I, 36) und ohne Berücksichtigung meiner etwas früher publicirten Angaben (I) für Gloeocapsa, Apiocystis und Petalonema. Die richtige Erklärung, die Ernährung vom Plasma aus, haben bereits Cramer und ich

hervorgehoben, bei Neomeris fand Cramer, bei frischer Apiocystis ich keine Eiweissreaction der wachsenden Lamellen, die Einwände, durch die Wiesner (VII, 157) eine Berücksichtigung der Ergebnisse Cramer's verhindern wollte, habe ich bereits (III, 255) entkräftet.

Zum Theil sind also die Gründe, die Wiesner für einen Plasmagehalt der Membran anführen kann, von vornherein nichtig, zum Theil handelt es sich um Möglichkeiten, die uns den im ersten Abschnitt mitgetheilten Resultaten gegenüber nicht zu der Annahme veranlassen können, das Dermatoplasma sei stets eiweissfrei und überhaupt nur an den Früchten seiner Thätigkeit zu erkennen.

Auf den ersten Blick scheinen die Wachsthumserscheinungen der Membranen noch das plausibelste Argument zu Gunsten Wiesner's zu bieten, freilich nur auf den ersten Blick, denn die genauere Ueberlegung zeigt umgekehrt, dass das Wachsen der Membranen durch das Dermatoplasma im Sinne Wiesner's auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen muss, sobald man die Arbeit berücksichtigt, die das Dermatoplasma leisten müsste. Diese Ueberlegung gilt, in welcher Form immer das Plasma in der Membran stecken mag, da sie jedoch für den speciellen Membranbau, wie ihn Wiesner annimmt, doch auch durchgeführt werden müsste, sei sie auf das Ende des nächsten Abschnittes (S. 664) verspart und hier nur darauf hingewiesen. Liesse sich wirklich ein Plasmagehalt in den wachsenden Membranen irgendwo nachweisen, so könnte er für dies Wachsthum nur die Bedeutung haben, dass das Material für das moleculare Intussusceptionswachsthum näher (in statt an die Verbrauchsstelle) geschafft werden könnte.

Es lassen sich ausserdem noch eine Anzahl anderer Gründe gegen den Plasmagehalt in's Feld führen.

Zunächst die Verschiedenheit, die zwischen der Reactionsfähigkeit der Membranen und der von ihnen umschlossenen Protoplasten besteht. Speciell ist hier einer Beobachtung A. Fischer's (I, 426) zu gedenken, der Schnitte durch Nidulariumblätter mit Schulze'scher Mischung behandelte und dann, nach dem Auswaschen, in den Protoplastenresten mit Jodlösungen schöne Goldgelbfärbung beobachtete, während die Membranen nunmehr farblos blieben. Nach seiner

Erwiderung zu schliessen, hat Wiesner (VI, 193) dies ganz missverstanden. Es beweist, dass der Protoplast ganz andere Eigenschaften besitzen muss als das „Dermatoplasma“[1]).

Dann sei gestattet, hier nochmals auf die Resultate hinzuweisen, die wir früher bei den Bromeliaceenmembranen mit Lösungsmitteln erhalten haben (S. 610). Dort wurde schon bemerkt, dass ihr Verhalten, das von dem der umschlossenen Protoplasten so viel Abweichendes zeigt, noch sicherer die Gegenwart von Eiweiss etc. innerhalb von Plasma als nur die von Eiweiss überhaupt ausschliesst. Denn letzteres könnte schliesslich in den Membranen irgendwie gebunden sein, wie wir es für das Coniferin etc. annehmen müssen, und so vor der Einwirkung der Lösungsmittel geschützt werden, beim Plasma und damit bei dem in ihm steckenden Eiweiss muss ein solcher Schutz wegfallen; er ist wenigstens beim Cytoplasma nie vorhanden und könnte für das Dermatoplasma nur rein willkürlich postulirt werden.

Die Erfahrungen, die sich beim Plasmolysiren ergeben, vor Allem die Möglichkeit, den Plasmaschlauch durch einen oft geringen Kraftaufwand von der Zellmembran abheben zu können, scheinen mir auch nicht gerade für die Existenz eines Dermatoplasma zu sprechen. Dieses müsste nach Wiesner's Anschauungen mit dem Cytoplasma in Continuität stehen, also wenigstens zum Theil aus Fortsätzen des Cytoplasma in die Membran hinein bestehen. Beim Abheben des Plasmaschlauches müssten natürlich sämmtliche Fortsätze abreissen. Dies würde gewiss einen beträchtlichen Kraftaufwand erfordern, der jedenfalls nur ausnahmsweise durch das Contractionsbestreben des Plasmaschlauches während der Exosmose geliefert werden könnte. In der That sehen wir dort, wo nachweisbar Plasmafortsätze in die Membran eindringen, den Plasmaschlauch sich nicht abheben (Zacharias, 1, 115), oder durch Fäden mit der Membran in Ver-

1) Um ein nochmaliges Missverständniss zu verhüten, sei hervorgehoben, dass ich ebensowenig wie Wiesner und schon vor Wiesner alle einsichtigeren Beobachter in der Gelbfärbung mit Jod eine nur auf Eiweissstoffe hinweisende Reaction sehe. Hier handelt es sich nicht einmal darum, ob sämmtliche Eiweissstoffe sich mit Jod gelb färben lassen, sondern nur darum, dass bei der Behandlung mit Schulze'schem Gemisch die in der Membran befindlichen, mit Jod sich gelbbraun färbenden Stoffe ausgezogen oder zerstört werden, während im Zellplasma solche Stoffe erhalten bleiben (vielleicht auch erst entstehen).

bindung bleiben (Klemm, I, Taf. V, Fig. 4). Wären nun auch die Dermatoplasmastränge als feiner und deshalb leichter zerreissbar anzunehmen, so würde doch wohl die grössere Zahl die geringere Stärke wieder compensiren. Zum Mindesten eine wachsende Zelle müsste also sehr schwer oder gar nicht plasmolysirbar sein. Dies ist jedenfalls nicht allgemein der Fall.

Die jüngsten Zellen wachsender Organe sind zwar wohl stets schwerer plasmolysirbar als die älteren. Das kann auf einem höheren Turgordruck beruhen oder durch eine grössere Adhäsion des Plasmaschlauches an der Membran bedingt werden, und an dieser grösseren Adhäsion könnte wiederum das Dermatoplasma Schuld sein. Gewöhnlich wird ein höherer Turgordruck angenommen. Die Adhäsion wurde bisher, soviel ich weiss, bei den quantitativen Turgorbestimmungen ganz ausser Acht gelassen, wohl mit Unrecht. Dass das aber möglich war, dürfte beweisen, dass sie nicht jene Grösse erlangt, die aus der Existenz eines Dermatoplasma resultiren müsste.

Enthält also die Zellmembran kein Plasma (Verbindungsstränge und Einkapselungen ausgenommen), so ist dennoch die Frage discutirbar, ob die Membran nicht einen „lebenden" und einen „todten" Zustand unterscheiden lasse. Soviel ich weiss, war Nägeli (IV, 506) der Erste, der sie stellte. Auf Grund des Verhaltens, das Algenzellen beim Absterben in Farbstofflösungen zeigten, nahm er drei verschiedene Zustände für die micellare Constitution der Membran an, den „lebenden", den „natürlich todten" und den „aufgequollenen". Die Beobachtungen scheinen mir jedoch nicht richtig interpretirt zu sein. Auch Klebs hat (I, 706), nach Wiesner's erster Mittheilung, die Frage ventilirt, ohne sie entscheiden zu können.

Ich selbst weiss zur Zeit ebenfalls keine Beobachtung anzuführen, die die Existenz eines „lebenden" und „natürlich todten" Zustandes beweisen würde, dass der gequollene sich abweichend verhalten kann, ist bekannt, gehört aber nicht hierher. Für unmöglich halte ich einen solchen Unterschied nicht, wenigstens wenn man „lebend" nicht genau so nimmt, wie beim Zellleib, sondern in dem Sinne von „activ".

Die Annahme eines activen Wachsthumes der Membran setzt natürlich die Annahme eines Plasmagehaltes durchaus nicht voraus.

Wir können deshalb hier von dieser Frage, die in neuerer Zeit immer entschiedener bejaht wird, ganz absehen[1]).

An diese Auseinandersetzungen schliesst sich ungezwungen eine kurze Besprechung der neuesten Ansichten Strasburger's (I, hauptsächlich S. 167—174). Nach diesen geht die Cellulosemembran aus plasmatischer Anlage hervor, enthält aber, fertig angelegt, kein Plasma mehr. Wächst sie weiterhin, so geschieht das unter Einwanderung von lebendem Zellplasma und zwar von Hyaloplasma, das aber durch Reagentien nicht nachgewiesen werden kann, es sind vielmehr die Producte des in der Membran steckenden Plasma, die sich nachweisen lassen. Deshalb erhält man nur mit verholzten, verkorkten und cutinisirten Membranen „Eiweiss"-Reactionen, wo das Product Cellulose ist, treten keine auf.

Strasburger's Anschauungen und meine Ausführungen stimmen also insoweit überein, als wir beide die „Eiweiss"-Reactionen nicht durch einen Plasmagehalt der Membranen erklären, Strasburger nicht direct, ich gar nicht. Dem Uebrigen kann ich mich nicht anschliessen.

Zunächst scheint mir schon die Motivirung nicht ganz consequent zu sein. Das eine Mal sollen die Membranen jung, fertig angelegt, kein Protoplasma mehr enthalten, weil mit gewissen Reagentien keine Reactionen erhalten werden können, das andere Mal sollen die Membranen eingewandertes Protoplasma enthalten, obwohl es mit denselben Reagentien keine Reactionen giebt. Natürlich wäre der negative Ausfall der Reactionen im einen Falle wie im andern zu beurtheilen gewesen.

Dass die Annahme eines das Wachsthum direct vermittelnden Dermatoplasma an und für sich für das Verständniss des Wachsthumsvorganges nicht erforderlich ist, wird noch gezeigt werden, ebenso, dass ein derartiges Wachsthum durch Plasma-Umwandlung aus mechanischen Gründen überhaupt unmöglich ist. Es wurde auch schon darauf hingewiesen, dass das Auftreten von Benzol-

---

1) Wiesner war es nach seinen eigenen Worten, der das active Wachsthum der Membran „als eine neue Anschauung zu begründen und in die Wissenschaft einzuführen suchte" (VI, 187).

derivaten in der Membran nicht als Argument für einen Plasmagehalt derselben verwerthet werden darf. Was die von Strasburger behauptete Beschränkung der Eiweissreactionen auf verholzte, verkorkte und cutinisirte Membranen betrifft, so hätten schon Krasser's Angaben genügt, um zu zeigen, dass sie nicht statt hat.

Wir kommen nun zum dritten Satze Wiesner's und damit zur Frage nach dem morphologischen Bau der Zellmembran.

III. Besteht die Zellhaut aus bestimmt zusammengesetzten (d. h. angeordneten) Hautkörperchen, Dermatosomen?

Dass Wiesner aus einer Anzahl Zellmembranen durch bestimmte Verfahren (Einwirkung von Chlorwasser, Carbonisiren) „Dermatosomen" dargestellt hat, ist bekannt, ebenso, dass er diese Dermatosomen als vorgebildet, und zwar in jeder Zellhaut vorgebildet betrachtet, sowie, dass sie regelmässig, eigentlich in den drei Richtungen des Raumes, in Reihen angeordnet sein sollen. Sie sollen wenigstens zunächst durch Plasmastränge untereinander verbunden sein, dann durch chemisch verschiedene Bindesubstanzen, chemisch verschieden nicht nur gegenüber der Substanz der Dermatosomen, sondern auch unter sich nach den drei Richtungen des Raumes, so dass sich die Bindung in der radialen Richtung von der in der tangentialen und longitudinalen unterscheidet, und diese wieder unter sich verschieden sind.

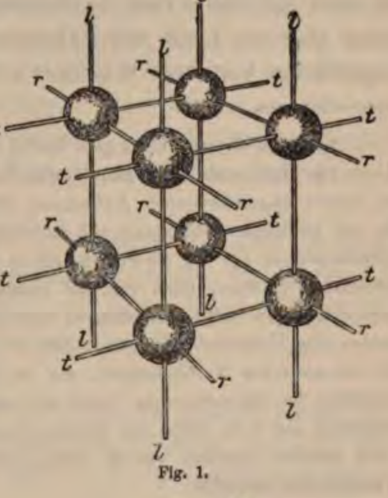


Fig. 1.

Die nebenstehende Textfigur stellt schematisch einen ungefähr kubischen Membranausschnitt nach Wiesner's Ansichten dar, acht Dermatosomen, durch Kugeln repräsentirt, der Einfachheit halber genau senkrecht, wagerecht und radial angeordnet, die Bindungen *llll*, *tttt*, *rrrr* der Uebersichtlichkeit halber sehr verlängert.

Die Dermatosomen entstehen nach Wiesner aus den Plasomen, den kleinsten lebenden Einheiten des Plasma, die also in den Verbindungssträngen einer wachsenden Haut vorhanden sein müssen, durch Heranwachsen und Umwandlung; das Membranwachsthum beruht so auf der Theilung, dem Heranwachsen und der Umwandlung der Plasomen[1]).

Wir sehen, die dritte Frage zerfällt wieder in eine ganze Reihe von einzelnen, unter sich mehr oder weniger unabhängigen Fragen, die wir getrennt besprechen müssen.

Dass sich viele Membranen nach den von Wiesner schon in seiner ersten einschlägigen Arbeit (IV) angegebenen Verfahren wirklich in „Dermatosomen" zerlegen lassen, ist sicher und wurde auch von mir constatirt. Als ganz neu kann aber dieser Nachweis nicht gelten, wie Wiesner (VI, 187) will, ich verweise auf die bereits früher (S. 590) wiedergegebenen Beobachtungen Th. Hartig's. Aehnliche ältere Angaben wären gewiss auch sonst noch zu finden. Dagegen ist es Wiesner's unbestreitbares Verdienst, die Dermatosomen für eine grössere Anzahl von Objecten und in einwurfsfreierer Weise dargestellt zu haben.

Schwierig ist schon die Beantwortung der Frage, ob die Dermatosomen vorgebildet sind. Als reine Kunstproducte sind sie jedenfalls nicht anzusehen, sie müssten dann für Sphärokrystalle aus Cellulose genommen werden, wie solche neuerdings von Gilson (I) in einer schönen Arbeit beschrieben wurden. Ein solches Entstehen setzt aber ein Lösen der Substanz voraus, und das findet bei den eigentlichen Verfahren Wiesner's nicht in hinreichender und richtiger

---

1) Es ist übrigens nicht ganz leicht, sich eine klare Vorstellung über Wiesner's Ideen von Membranbau und Membranwachsthum zu machen, offenbar, weil er selbst zu keiner abgeschlossenen Auffassung durchgedrungen ist und sich widerspricht. So soll allgemein Schichtung und Streifung und die Zerlegbarkeit der Membran in Dermatosomen auf der abweichenden chemischen Beschaffenheit der Bindesubstanzen beruhen, dann soll auf einmal bei der bekanntlich gestreiften und geschichteten und leicht zerstäubbaren Leinenfaser die Bindesubstanz wie die Dermatosomen aus Cellulose bestehen. Oder es soll einmal die Nichtcellulose (also auch die aromatischen Verbindungen, die in der Membran vorkommen) hauptsächlich zwischen den Dermatosomen liegen und mithin die Bindesubstanz repräsentiren, ein andermal soll z. B. selbst das kleinste Partikelchen einer Gefässwand, das überhaupt noch deutlich gesehen werden kann (also auch die Dermatosomen), Coniferin, Vanillin etc. enthalten.

Weise statt. Zweifellos löst ja das Chlorwasser, die Salzsäure und die Kalilauge Substanz aus der Membran, die sich jedoch in den Lösungsmitteln vertheilt und beim Auswaschen entfernt wird. Dass bei der Carbonisirung von künstlichen Cellulosehäuten (aus Collodiumhäuten durch Reduction dargestellt) auch „Dermatosomen" entstehen, wie Pfeffer (I, 253) gezeigt hat, entscheidet natürlich nicht gegen die Präexistenz der Dermatosomen einer natürlichen Membran.

Ich halte sie mit Wiesner für vorgebildet, soweit sie mit Hilfe der Carbonisirungsmethode und des Chlorwassers dargestellt werden, und dies ist auch offenbar A. Zimmermann's Meinung, wenn er (I, 151) sie als die dichtesten Partien der Membran erklärt. A. Fischer (I, 429) betrachtet sie dagegen als durch „Zertrümmerung" entstanden und möchte sie den feinen Staubtheilchen eines zu Pulver zerstossenen Krystalles gleichsetzen. Auch nach Strasburger (I, 168) stellen die Dermatosomen schwerlich die Elemente der Zellhäute dar, aus denen man sie darstellt. — Dass der Zerfall einer Bastzellmembran beim Carbonisiren bis zu Fibrillen durch vorgebildete Structurverhältnisse ermöglicht wird, kann nicht in Zweifel gezogen werden, es kann sich also nur bei dem letzten Schritt, der Entstehung der Dermatosomen aus diesen Fibrillen, fragen, ob hier ein Zerfall oder eine Zertrümmerung vorliegt, und da scheint mir ein Zerfallen wahrscheinlicher.

Späterhin (VII, 170) hat freilich Wiesner selbst den Namen Dermatosomen Dingen gegeben, die wohl sicher Kunstproducte sind, nämlich den Körnern, die in Schwefelsäure verquollene Membranen nach dem Auswaschen der Säure zeigen. Hier handelt es sich um Lösung und Wiederausfällung, bekanntlich nicht der ursprünglichen Substanz, sondern — wie das Verhalten gegen Jodlösungen lehrt — einer veränderten, des „Amyloid".

Der einfachste Beweis für die Präexistenz der Dermatosomen wäre der Nachweis in der unveränderten, fertigen und normalen Membran. Dieser ist, wie ich glaube, noch nicht gelungen. Wiesner (IV, 55) glaubte sie an scharf getrockneten Fichtentracheïden zu sehen, ich konnte (II, 320) es nicht.

Ein Theil von dem, was man sonst als hierher gehörig betrachten könnte, hat sicher nichts mit Dermatosomen zu thun, so z. B. die „Cellulosewürfelchen", die nach Kohl (I) die Verdickungsschichten der Haare von Borragineen und Loasaceen bilden sollen. Kohl hat

die ihm vorliegende Structur gar nicht verstanden. Wie eine Untersuchung an Alkoholmaterial von Lycopsis arvensis ergab, handelt es sich um eine Netzstructur der Lamellen, die sorgfältige Beobachtung bei wechselnder Einstellung ergiebt (nach allbekannten Principien), dass stärker brechende Maschen vorliegen, die mit schwächer brechender Substanz erfüllt sind. Dass die schwächer brechende Substanz auch wasserreicher ist, lehrt das Verhalten beim Austrocknen. Trocken in Nelkenöl eingebettete Haare zeigen (streckenweise) an Stelle des Mascheninhaltes Grübchen (luftführende Kammern). Die regelrechte Anordnung, die Kohl zeichnet, ist ebenfalls nicht vorhanden, höchstens lassen sich kurze Querlinien von Grübchen herausfinden. — Eine ähnliche Vertheilung des Wassergehaltes innerhalb einer Lamelle, die sich ebenfalls durch das Auftreten luftführender Kammern beim Austrocknen verräth, habe ich für die Apocynumbastfasern (V, 415) beschrieben.

Den anderen Theil verdanken wir den eifrigen Bemühungen Buscalioni's (I, I–IV, II). Die von diesem Forscher beigebrachten Fälle können jedenfalls noch am ehesten als beweisend gelten, betreffen aber sämmtlich Membranbildungen, die, unter sich gleich, nicht ohne Weiteres mit dem gewöhnlichen Verhalten zusammengestellt werden dürfen: die „Umwandlung" eines Plasmanetzes in ein Cellulosenetz. Als Dermatosomen betrachtet Buscalioni die widerstandsfähigeren, angeschwollenen Knotenpunkte des Netzes, sie sollen direct aus Mikrosomen, die Stränge des Netzes aus dem übrigen Plasma entstehen. Eine solche Structur lässt sich auf die gewöhnliche Cellulosemembran gar nicht übertragen, aus Gründen, die später (S. 661) angegeben werden.

Die Beantwortung der weiteren Frage, ob alle Membranen Dermatosomen enthalten, hängt von der Vorstellung ab, die wir uns von der Entstehung der Dermatosomen machen. Nehmen wir an, dass sie umgewandelte Plasomen sind und dass Membranbildung und Membranwachsthum auf diesem Umwandlungsprocess beruhen, so müssen sie natürlich in jeder Membran vorhanden sein. Betrachten wir sie als Differenzirungsproducte, so ist nicht einzusehen, weshalb dieser Process überall vor sich gehen müsste. Da ich die Frage nach der Entstehung nicht genügend beantworten kann, so ist es mir auch nicht möglich, hier eine Entscheidung zu treffen. Aus dem Auftreten von Schichtung ohne Weiteres auf die Existenz von Dermato-

somen zu schliessen, wie es Wiesner thut (für Pilzhyphen, VII, 164), geht natürlich nicht an.

Was nun die regelmässige Anordnung der Dermatosomen in den drei Richtungen des Raumes anbetrifft, so unterliegt es mir keinem Zweifel, dass dieser Annahme Wiesner's ursprünglich die allbekannte Vorstellung Nägeli's zu Grunde liegt, dass die Membran in diesen drei Richtungen in Lamellen zerlegt zu denken sei, die alternirend aus wasserreicherer und wasserärmerer Substanz beständen und sich in ähnlicher Weise wie die Blätterdurchgänge eines Krystalles kreuzten; die Parallelepipede grösster Dichtigkeit sind genau so angeordnet, wie es Wiesner für seine Dermatosomen annimmt.

Eine andere Frage ist es aber, ob eine solche Anordnung wirklich vorkommt.

Sicher ist nur das eine, dass die Dermatosomen in einer Richtung, der der Streifung, in Reihen angeordnet sein können.

Schon die regelmässige Anordnung in zwei Richtungen des Raumes ist nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen. Möglicher Weise gehört die Querlamellirung der Apocyneenbastfasern hierher, wenn die bei Schwefelsäureeinwirkung entstehenden, zwischen zweifellosen Kunstproducten liegenden, mit Methylenblau sich stärker färbenden Körnchen als Dermatosomen aufgefasst werden dürfen. Die Flächenansicht zeigt kürzere oder längere Querreihen, der optische Längsschnitt Radialreihen, in der longitudinalen Richtung ist sicher keine regelmässige Anordnung vorhanden (V, 419, Taf. XXII, Fig. 15). Dass der Zerfall der Jutebastfaser in Querscheiben, auf den Wiesner ausserordentliches Gewicht legt (noch VIII, 476), nicht als Ausdruck einer Anordnung der Dermatosomen aufzufassen ist (und mit der Querlamellirung gar nichts zu thun hat), habe ich an anderer Stelle gezeigt (V, 422). — Einen Fall von regelmässiger Anordnung in den zwei Richtungen der Membranfläche kenne ich nicht.

Eine regelmässige Anordnung in allen drei Richtungen des Raumes ist sicher noch nicht nachgewiesen. Es ist natürlich kein Grund vorhanden, weshalb sie nicht vorkommen sollte. Am ehesten könnte sie bei den Membranen der Cladophoraceen und Valoniaceen realisirt sein, wo regelmässig Lamellen miteinander abwechseln, in denen die Streifungsrichtung ungefähr um 90° differirt, in jeder zweiten also wieder gleich ist. (Man vergleiche dazu IV.) Nur ist sie nicht wirklich nachgewiesen.

Nach Noll (I, 142) zeigt die Membran von Derbesia bei Einwirkung von Schwefelsäure unter bestimmten Verhältnissen einen Zerfall in kleine Körnchen, der sie habituell dem Plasma gleichmacht, „nur die reihen- und schichtenweise Anordnung der Membransubstanztheilchen verrieth die Zugehörigkeit zur Membran (Fig. 20)". Die Figur zeigt nur die Anordnung in Schichten. Wie es sich mit der Anordnung in Reihen verhält, ob Reihen in zwei Richtungen oder nur in einer gemeint sind, das muss dahingestellt bleiben und ebenso, ob wir es mit Dermatosomen oder mit Fällungsproducten zu thun haben, wie solche gelegentlich auch ohne absichtliches Auswaschen der Schwefelsäure entstehen können.

Wir kommen nun zur Frage nach den Bindesubstanzen, die die Dermatosomen zusammenhalten und so die Membran erst zu dem machen, was sie ist. Sie zerfällt naturgemäss in zwei weitere Fragen: nach dem morphologischen Verhalten und nach der chemischen Beschaffenheit.

Was das morphologische Verhalten anbetrifft, so ist Wiesner in neuerer Zeit vorsichtiger geworden, als er früher war, wo seine verbindenden „Stränge" auch in der fertigen Membran wörtlich zu nehmen waren[1]). In der „Elementarstructur" spricht er sich über diesen Punkt gar nicht aus, ohne jedoch etwas von dem früher Behaupteten zurückzunehmen.

Bedingt wurde die jedenfalls anschauliche Vorstellung einer Strangform wahrscheinlich durch die Annahme einer chemischen Verschiedenheit der Bindungen in den drei Richtungen des Raumes, die nur so oder doch so noch am ehesten realisirt gedacht werden kann. In Wirklichkeit aber ist die strangförmige Ausbildung überhaupt nicht wohl möglich. Wäre sie wirklich gegeben, so müsste die Existenz von immerhin ziemlich grossen Hohlräumen in der Membran angenommen werden, die im imbibirten Zustande Wasser, im trockenen Luft führen müssten. Und consequenter Weise glaubte Wiesner auch solche luftführende Hohlräume in scharf getrockneten Tracheïdenwänden von Abies zu sehen (IV, 54). Ich habe ihr Vorkommen nicht bestätigen können (II, 320); es ist dazu noch zu

1) Z. B.: „das Wasser ist in den Zellwänden in zweierlei Form enthalten: erstens als Quellungswasser der Dermatosomen, zweitens als capillares Imbibitionswasser zwischen den Dermatosomen, die Verbindungsstränge **umspülend**" (IV, 63, 55).

bemerken, dass die Erscheinung doch allgemein auftreten müsste und die Membranen trocken undurchsichtig werden müssten, was bekanntlich nicht der Fall ist.

Dass die ganze Annahme völlig unmöglich wird, sobald man auch die Quellungserscheinungen in Betracht zieht, hat Steinbrinck (I, 45) schlagend nachgewiesen. — Es entspricht gewiss in jeder Richtung eher den Thatsachen, wenn wir annehmen, die Dermatosomen seien in die Bindesubstanzen eingebettet.

Was das chemische Verhalten anbetrifft, so sei zunächst daran erinnert, dass schon vor Wiesner Wigand (I, 17) mit aller wünschbaren Bestimmtheit chemischer Differenzen als die Ursache von Streifung und Schichtung hingestellt hat. Ich habe dann gegen Wiesner gezeigt, dass die Streifung (und in vielen Fällen die Schichtung) jedenfalls nicht durch den Wechsel an und für sich optisch verschieden wirkender Substanzen sichtbar wird, sondern durch Wassergehaltsdifferenzen (II, 325). Ja es sind überhaupt chemische Differenzen auch bei der Schichtung nur in seltenen Fällen völlig sicher nachgewiesen (II, 333).

Die Annahme von solchen chemischen Differenzen ist Wiesner offenbar durch die ungleiche Resistenz der verschiedenen Membranpartien nahe gelegt worden, es ist das aber nur eine der Möglichkeiten, dies Verhalten zu erklären, nicht die einzige.

Dass auch in der Bindesubstanz, also ausserhalb der Dermatosomen, ganz allgemein Cellulose vorkommt, geht mit aller Sicherheit aus dem Verhalten stark macerirter Bastzellen hervor, deren Substanz nur mehr aus Cellulose besteht und bei denen Schichten und Fibrillen noch so fest zusammenhalten, dass es merklichen Druck braucht, um sie von einander zu trennen. Dann sind die Dermatosomen noch immer zu Fibrillen vereinigt. Es kann sich also nur darum handeln, ob und welche Körper noch neben der Cellulose in der Bindesubstanz vorhanden sind, ihr Gerüst bildet stets Cellulose.

Auch das Studium nitrirter Zellmembranen bei der Einwirkung von Lösungsmitteln drängt zu der Annahme, dass die Bindesubstanzen der Hauptsache nach zur Cellulose im weiteren Sinne gehören. Die ersten und, soviel ich ermitteln konnte, einzigen einschlägigen Versuche stellte Th. Hartig (I, 9) an und fand, „dass die Schiessbaumwollfaser sich gegen Essigäther genau so verhalte, wie die unveränderte Faser gegen Schwefel- und Salpetersäure“.

Diese Angabe kann ich durchaus bestätigen. Meine Versuche stellte ich mit Schiessbaumwolle und in gleicher Weise nitrirten Bastfasern von Apocynum an, als Lösemittel diente Aceton. Beim ersten Object war stets das Auftreten der feinen Fibrillen (Streifung) bei der der Lösung vorangehenden Quellung, streckenweise auch der weitere Zerfall in Körnchen ganz deutlich; es musste unentschieden bleiben, ob diese Körnchen Kunstproducte oder Dermatosomen waren, wie bei den Körnchen, die zuweilen durch die Einwirkung der Säuren auf die unveränderte Faser entstehen. Beim zweiten Object war das Verhalten der querlamellirten Partien besonders interessant, der Quellungsvorgang war genau derselbe, wie ich ihn bei den unveränderten Membranen für die Einwirkung der Schwefelsäure beschrieben habe (V, 419). Ueberhaupt wiesen in der nitrirten Faser die verschieden orientirten „Bindungen" genau dieselbe Abstufung in der Resistenz dem Lösungsmittel gegenüber auf, wie in der unveränderten Faser gegenüber Schwefelsäure etc., die Bindung der Dermatosomen zu Fibrillen war auch jetzt noch die stärkste.

Ich lege auf diese Uebereinstimmung besonderen Nachdruck, weil mir gerade darin eine neue und feste Stütze für die eben ausgesprochene Ansicht über die Natur der Bindesubstanzen gegeben scheint. Wir müssen annehmen, dass bei der Einwirkung der Salpetersäure sowohl in den Dermatosomen als in den Bindungen lösbare Nitrate entstehen, dass aber die aus den Bindesubstanzen entstehenden Nitrate leichter gelöst werden, als die aus den Dermatosomen entstehenden. Jedenfalls ist es ganz unglaublich, dass das Verhalten das gleiche sein könnte, wenn die Bindesubstanzen aus Stoffen bestehen würden, die sich chemisch wesentlich anders verhielten, als die Cellulose.

Dass die ungleiche Resistenz, die die Bindesubstanzen und die Dermatosomen beim Carbonisiren zeigen, nicht durch wesentliche chemische Verschiedenheiten bedingt sein müssen, zeigt die von Pfeffer (I, 253) ausgeführte Carbonisation reducirter Collodiumhäute. Diese Thatsache für sich allein würde aber nicht ausschliessen, dass solche Verschiedenheiten in natürlichen Membranen vorhanden sein könnten.

Der Zusammenhang der Dermatosomen ist in den verschiedenen Richtungen gewöhnlich offenbar nicht gleich fest. Nur so kann sich die Thatsache erklären, dass beim Carbonisiren die Bastfasern

zuerst in Fibrillen und diese erst in Dermatosomen zerfallen, in der Längsrichtung muss die Bindung am resistentesten sein.

Wiesner möchte dies auf chemische Verschiedenheiten zurückführen und Mikosch (I) glaubte jüngst bei Apocynum einen besonders eclatanten Fall gefunden zu haben, wo ein und dieselbe Faser gegenüber verschiedenen Quellungsmitteln ein ganz verschiedenes Verhalten aufweist. Entspricht es gegenüber der Schwefelsäure dem oben angegebenen, normalen, so soll Kupferoxydammoniak gerade umgekehrt die Bindung in longitudinaler Richtung zuerst lösen. Dass das unrichtig ist, habe ich an anderer Stelle gezeigt (V), der Quellungsvorgang ist beide Male im Wesentlichen der gleiche. Wir können also die höchst complicirten Verhältnisse, die sich aus den Annahmen Wiesner's und Mikosch's ergeben müssten, unberücksichtigt lassen.

Trotzdem bleibt aber die Thatsache zu erklären, warum sich die Bindungen so verschieden verhalten. Da ich dies zur Zeit doch nicht in definitiver Weise könnte, will ich hier keinen Versuch dazu machen.

Aus dem gleichen Grunde beschränke ich mich bei der Frage nach der Entstehung der Dermatosomen auf einige Bemerkungen. Wiesner's Ansicht ist im Vorstehenden schon mehrfach angeführt worden: Die Dermatosomen entstehen aus den Plasomen durch Heranwachsen und Umwandlung. Zu Gunsten dieser Ansicht lassen sich allerhand Beobachtungen, so die neuerdings von Buscalioni (I) gemachten, anführen, nach denen „Körnchen" die Anlage der jungen Membran bildeten. Dass diese Körnchen aber „plasmatischer Natur", „Plasomen" oder „Mikrosomen" seien, ist wohl mit grösster Bestimmtheit behauptet, aber nirgends bewiesen worden[1]) (vergl. dazu Zacharias, I, 131). Enthalten alle Membranen Dermatosomen und haben diese stets ungefähr isodiametrische Gestalt, so kann kaum bezweifelt werden, dass die von Wiesner angenommene Entstehung nicht die einzig vorhandene sein kann. Denn der ganze Wachsthumsmodus der einmal angelegten Membran, wie ihn Wiesner sich denkt, durch Theilung und Umwandlung von Plasomen, ist, wie wir gleich sehen werden, unmöglich. Wo also z. B. ein Flächenwachsthum in

1) Dass Gelb- oder Braunfärbung mit Chlorzinkjod, Löslichkeit in Eau de Javelle, Färbbarkeit mit Anilinfarben nicht im Ernst als solche Beweise gelten können, brauche ich kaum zu bemerken.

einer oder zwei Richtungen vor sich geht, können durch Umwandlung keine neuen Dermatosomen zwischen den alten, bei der ersten Anlage der Wand oder Lamelle gebildeten entstehen. Und wenn die nachträgliche Vergrösserung der Membran, die ja oft sehr beträchtlich ausfallen kann, nicht allein durch die Zunahme der Bindesubstanzen bedingt wird, und die Dermatosomen nicht stab- oder scheibenförmig und dazu übergross werden sollen, so müssen nachträglich durch Differenzirung Dermatosomen entstehen.

Aus der von Pfeffer durchgeführten, schon mehrfach erwähnten Darstellung von „Dermatosomen" durch Carbonisiren von reducirten Collodiumhäuten geht hervor, dass die Bildung resistenter Körperchen in einer Membran auch auf anderem Wege zu Stande kommen kann, als auf dem der Umwandlung von Plasomen und Mikrosomen.

Von der Beantwortung der Frage nach der Entstehung der Dermatosomen hängt auch die Bedeutung ab, die wir ihnen für den Aufbau der Membran geben müssen, auch hierüber kann ich also zur Zeit keine bestimmte Angaben machen.

Wir kommen nun zu Wiesner's Vorstellungen über das Wachsthum der Zellmembran. Einer der grössten Vorzüge, wenn nicht der grösste, den die neuen Vorstellungen vor den ältern voraus haben sollen, soll gerade die Leichtigkeit sein, mit der sich das Membranwachsthum durch sie erklären lasse. Es kann auch nicht geleugnet werden, dass gerade in diesem Punkt Wiesner's Vorstellungen zunächst etwas Bestechendes haben. Eine etwas genauere Ueberlegung zeigt aber gerade hier, dass sie im Wesentlichen unmöglich sind.

Nach Wiesner (z. B. VII, 238) beruht zum Mindesten ein Theil des Membranwachsthumes auf der Theilung der Plasomen, sowie dem Heranwachsen und der Umwandlung der Theilungsproducte. Diese Annahme einer inneren Theilung soll nur scheinbar auf Widerstände stossen, indem die wachsende Zellmembran „weich und dehnsam", „teigartig, manchmal sogar schleimartig" sein soll.

Zunächst kann von den Thatsachen, mit denen Wiesner diese Weichheit beweisen will, keine einzige als beweisend anerkannt werden. Dass turgescirende Markstrahlen selbst in sehr dickwandige Bastzellen, die „knapp vor Beendigung ihres Längen- und Dickenwachs-

thumes" stehen, tiefe Eindrücke hervorrufen können, ist eine leere Behauptung. Bekannt ist allein der fertige Zustand (Wiesner, II, 176), die Entwickelungsgeschichte aber nur nach Bedarf construirt. Nach dem, was wir sonst von den Bastzellmembranen wissen, bin ich fest überzeugt, dass die Eindrücke entstehen, so lange die Membranen noch (ganz) dünnwandig sind, und dass sie dann von den Verdickungsschichten einfach überlagert werden. Wie die Wachsthumsverhältnisse der Cystolithen von Goldfussia zur Annahme zwingen sollen, diese seien zur Zeit des Wachsthums „plastische Massen", ist nicht erfindlich. Wenn endlich Wiesner auf die Dehnbarkeit junger, noch im Wachsthum begriffener Stengel hinweist, so lässt er die geringere Wandstärke ganz ausser Acht.

Dann sind „weich" und „dehnbar" selbst sehr dehnbare Begriffe. Das Wachsthum nach Wiesner's Schema könnte nur in einer Membran vor sich gehen, die so weich oder wenig fester als das Cytoplasma wäre, also wirklich eine fast „teigartige, sogar schleimartige" Beschaffenheit besässe. Diese ist aber jedenfalls nur sehr selten und nie für die Dauer vorhanden, denn sie ist ja überhaupt nur möglich, solange die junge Membran gar keine mechanischen Dienste zu verrichten hat (junge Scheidewände) oder höchstens einem ganz schwachen Turgor als Widerlager dienen muss, etwa bei einer im Wasser wachsenden Alge. Die junge Oedogoniumhaut, die allgemein als „weich" bezeichnet wird (z. B. von Nägeli und Schwendener, I, 446), muss ziemlich fest sein, wenn sie während der Verlängerung, trotz des gewiss noch vorhandenen Turgordruckes, fast genau cylindrisch bleibt.

Fassen wir nun zunächst einen bestimmten Fall von Membranwachsthum in's Auge, z. B. jenes in einer lange wachsthumsfähig bleibenden Zone eines Stengel-Internodium. Da müssen wir zunächst ganz davon absehen, wie die Membranen bei ihrer supponirten Weichheit überhaupt im Stande sind, den oberhalb der Zone liegenden Theil der Pflanze zu tragen. Schutzvorrichtungen, wie sie z. B. der Gramineenhalm in seinen Blattscheiden besitzt, sind doch nicht allgemein ausgebildet. — Nun soll in der Zone ein Zuwachs erfolgen. Die Plasomen des Dermatoplasma theilen sich, die Theilungsproducte weichen in der Längsrichtung des Internodium auseinander und wachsen mindestens zu ihrer ursprünglichen Grösse heran. Bei dem Auseinanderweichen und Heranwachsen müssen sie

den ganzen oberhalb gelegenen Pflanzentheil heben und tragen! Wo eine Scheide die wachsthumfähige Zone schützt, muss ausserdem noch die Reibung des Internodium in der Scheide überwunden werden.

Wir kennen nun freilich die Arbeit nicht, die ein wachsendes Plasom zu leisten vermag, sie wird etwa durch die eines wandernden Plasmodium verdeutlicht werden können, die jedenfalls lange nicht für solche Leistungen ausreicht.

Aber noch mehr. Während die Plasomen diese Arbeit verrichten, werden an die feinen plasmatischen Verbindungsstränge zwischen den Plasomen noch ganz andere Anforderungen gestellt, sie tragen eigentlich im ruhenden Zustand die ganze Last, sie müssen auch beim Wachsen steif bleiben und sich nicht verbiegen, wenn die Plasomen nach der Theilung auseinander weichen wollen etc.!

Das ausgeführte Beispiel stellt in mechanischer Hinsicht noch nicht einmal besonders hohe Anforderungen an die Plasomen und Verbindungsstränge. Man denke nur an die durch Pfeffer's neueste Untersuchungen (II) genau bekannt gewordenen Aussenleistungen wachsender Organe, die bis zu einer Höhe von 20 Atmosphären steigen können.

Man könnte vielleicht entgegnen wollen, die wachsenden Membranen enthielten schon feste Substanz (Dermatosomen), die mechanische Dienste leisten könnte. Dem gegenüber ist zu bemerken: Entweder liegen die Dermatosomen, durch das Dermatoplasma getrennt, frei von einander, dann hätten sie mechanisch dieselbe Bedeutung wie Pappscheiben, von einander entfernt auf einen Papierstreifen geklebt, um dessen Steifheit zu vermehren, d. h. gar keine, oder die Dermatosomen stossen aneinander, dann können sie eventuell die Tragfestigkeit vermehren, für die Plasomen fehlt dann aber der Platz. Im einen und anderen Fall haben die Plasomen und Verbindungsstränge beim Wachsen doch noch die gleiche Hauptarbeit zu leisten.

Ich will die Consequenzen von Wiesner's Anschauungen nicht noch weiter verfolgen, wie ich leicht könnte, das Ausgeführte genügt bereits, um ihre Unmöglichkeit in helles Licht zu stellen.

Sehen wir nun von den speciellen Ansichten ganz ab, die sich Wiesner über die Form des Plamagehaltes der Membranen macht, und bleiben der Einfachheit halber beim Flächenwachsthum der Membranen stehen, so müsste uns die Annahme, die Membran bestehe

aus zwei so heterogenen Substanzen wie es die eigentliche feste Membransubstanz (Cellulose) und das Plasma wären, zur Annahme eines „netzförmigen" Baues führen. Das Plasma könnte nun entweder die Maschen des Netzes bilden und umschlösse dann isolirte Körper aus Membransubstanz als Mascheninhalt, Fig. 2a, oder das Plasma könnte den Mascheninhalt bilden und würde in (seitlich) isolirten Portionen von der Membransubstanz umschlossen, Fig. 2b. Die erste Form ist die von Wiesner angenommene in allgemeinster Fassung, die zweite die, in der Plasma nachweisbar in den Membranen vorkommt.

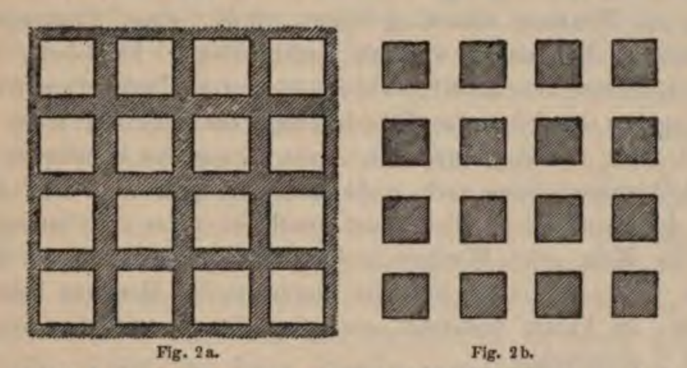


Fig. 2a. Fig. 2b.

Vergl. d. Text. Das Plasma, schraffirt, steht im Verhältniss von 1 : 2 zur festen Membransubstanz.

Denkt man sich die erste Form realisirt, so könnte an und für sich das Membranwachsthum, d. h. die Flächenvergrösserung unter Zunahme der festen Substanz (Cellulose), auf jede beliebige Weise — durch Umwandlung des Dermatoplasma mit Ergänzung des Verbrauchten, durch Apposition oder moleculare Intussusception — vor sich gehen. Dagegen wäre dann die Cohäsion (ganz allgemein: die Festigkeit) der Membran gleich der Cohäsion des Plasma. Die erste Form könnte also nur ganz ausnahmsweise — dort, wo eine Membran gar keine mechanischen Functionen zu erfüllen hat — vorkommen.

Denkt man sich die zweite Form realisirt, so wäre natürlich ein Wachsthum durch Umwandlung des Dermatoplasma in Membransubstanz und durch micellare Apposition ganz ausgeschlossen. Denn beides führte nur zur Verdrängung des Dermatoplasma aus seinen Maschen. Dagegen könnte es sich um eine (kaum wesentliche) Erleichterung der molecularen Intussusception handeln, sei es, dass

die Herstellung des Wachsthumsmateriales vom Dermatoplasma selbst besorgt würde, sei es, dass plasmatische Leitungsbahnen das im Cytoplasma entstehende Material in die Membran hinein führen würden.

Was für jede Form für sich gilt, gilt auch für eine Combination derselben. Ferner gilt das, was hier für das Flächenwachsthum ausgeführt wurde, auch für das Dickenwachsthum, soweit ein solches nicht auf micellarer Apposition oder Lamellen-Apposition beruht, ich gehe darauf nicht näher ein.

Das Ausgeführte zeigt, was für Consequenzen es haben könnte, wenn es Wiesner einmal gelingen würde, einen Plasmagehalt wachsender Membranen wirklich nachzuweisen. Es könnte sich dann höchstens um eine Erleichterung der molecularen Intussusception handeln, eine Erleichterung, die mir, wie schon bemerkt, kaum wesentlich erscheint. Ganz wäre so die Wanderung des Wachsthumsmateriales auch nicht unnöthig geworden, und wenn man doch eine solche Wanderung annehmen muss, so kommt es auf ein Mehr oder Weniger nicht sehr an. — Dann ist auch schon die Form, in der sich das Plasma in der Membran befinden könnte, im Voraus bestimmt, sie müsste im Wesentlichen unserer Form 2 entsprechen.

Eine wichtige Rolle könnte das Dermatoplasma noch am ehesten bei local beschränkten Wachsthumsprocessen (z. B. Höckerbildung) spielen, da es die Localisation gut erklären könnte. Ich sehe aber auch hier keinen Grund ein, warum nicht ebensogut eine Localisation der Zufuhr von Wachsthumsmaterial durch das Cytoplasma gegeben sein könnte.

Stellen wir nun die wichtigeren Resultate unserer Untersuchung zusammen:

1. a) Ein Eiweissgehalt der vegetabilischen Zellmembran ist in keinem der untersuchten Fälle sicher nachweisbar, für fast alle Fälle sicher ausgeschlossen.

b) Die von Wiesner etc. als Eiweissreactionen gedeuteten Reactionen werden bei einem Theil der Objecte vermuthlich durch die Anwesenheit von Tyrosin, bei einem anderen Theil durch die Anwesenheit von Stoffen bedingt, deren chemische Natur ungenügend bekannt ist.

c) Stets giebt die junge Membran zum Mindesten entschieden schwächere Reactionen als die alte; es ist kein Fall bekannt, wo beide gleich oder gar die alte schwächer reagiren würde. Die reagirenden Stoffe gelangen also erst nachträglich in die Membranen, ganz oder zum Mindesten dem grösseren Theile nach.

2. a) Ein Plasmagehalt der Membranen (in anderer Form als der von Plasmaverbindungen, Einkapselungen, eventuell Plasmafäden in jungen, unfertigen Verdickungsschichten) ist nicht nachweisbar.

b) Ein Plasmagehalt könnte weder in der Form, die ihm Wiesner giebt, noch in irgend einer denkbaren Form das (Flächen-) Wachsthum der Membranen im Sinne Wiesner's (unter Umwandlung von Plasmakörperchen in feste Membransubstanz) besorgen.

c) Ein Plasmagehalt könnte höchstens das (Flächen-)Wachsthum durch moleculare Intussusception (im Sinne Nägeli's) erleichtern, sei es durch Bildung des (löslichen) Wachsthumsmateriales in der Membran selbst, sei es durch Erleichterung der Zuleitung des im Cytoplasma gebildeten Wachsthumsmateriales.

d) Der Form nach könnte es sich bei dem Gehalte der Membranen an Plasma nur um Plasmafäden in einem soliden, micellaren Gerüst von fester Membransubstanz handeln (wie dies z. B. bei den Membranen des Avena-Endosperm realisirt ist).

3. a) Die Dermatosomen sind in den Membranen, aus denen sie sich darstellen lassen, wahrscheinlich vorgebildet.

b) Die regelmässige Anordnung der Dermatosomen in allen drei Richtungen des Raumes ist nirgends nachgewiesen, jene in zwei Richtungen noch fraglich, sichergestellt ist nur die Anordnung der Dermatosomen in einer Richtung, zu Fibrillen.

c) Die Bindesubstanz zwischen den Dermatosomen kann nicht in Strangform ausgebildet sein.

d) Zwischen Dermatosomen und Bindesubstanzen sind keine wesentlichen chemischen Unterschiede nachweisbar. Enthält eine Membran neben der Cellulose durch Farbenreactionen charakterisirte Körper, so treten diese in Dermatosomen und Bindesubstanzen auf.

e) Das Hervorgehen der Dermatosomen aus Elementarorganismen (Plasomen), ja nur aus Mikrosomen, durch Umwandlung, ist nirgends bewiesen. Zum Mindesten für gewisse Fälle ist eine Entstehung durch Differenzirung wahrscheinlich.

Von sonstigen, mehr nebensächlichen Ergebnissen sei noch erwähnt:

Wo verholzte Membranen mit Millon's Reagens Rothfärbung annehmen, beruht dies nicht auf der Gegenwart von Vanillin. Wahrscheinlich ist ein Gehalt an Tyrosin die Ursache.

Vermuthlich kommt Vanillin überhaupt nicht als solches in den verholzten Membranen vor.

Die in den Membranen vorkommenden Benzolderivate (Coniferin, Tyrosin etc.) sind nicht einfach infiltrirt vorhanden, sondern werden irgendwie in den Membranen festgehalten, vielleicht durch chemische Bindung.

Figuren-Erklärung.

Tafel XXVI.

Fig. 1a, b. Querschnitte durch ein stärkeres Gefässbündel im Blatte von Billbergia tinctoria (Macrochordium t.). Vergl. Text S. 594 und Anm.

a) Mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt.

b) Mit Millon's Reagens behandelt.

Fig. 2a, b. Querschnitte durch die Epidermis und das Hypoderm des Blattes von Dyckia sulfurea. Vergl. Text S. 594.

a) Mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt.

b) Mit Millon's Reagens behandelt.

Fig. 3. Drei mehr oder weniger verholzte Bastzellen von Linum angustifolium im Querschnitt, mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt. Vergl. Text S. 638.

Benützte Literatur.

Buscalioni, L. I. Contribuzione allo studio della membrana cellulare. I. Phaseolus multiflorus, Malpighia, Vol. VI; II. Corydalis cava Schw., ibid., Vol. VI; III. Veronica hederaefolia, Verbascum, ibid., Vol. VII; IV. Plantago lanceolata Lin., ibid., Vol. VIII (1892—94).

— —. II. Sulla struttura e sullo sviluppo del seme della „Veronica hederaefolia". Estr. dalle Memor. dell. Reale Accadem. delle Scienze di Torino, Ser. II, Tom. XLIII (1893).

Correns, C. I. Ueber Dickenwachsthum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen. Flora 1889, S. 298 f.

— —. II. Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembranen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIII, S. 254 f. (1891).

— —. III. Ueber Apiocystis Brauniana Näg. Zimmermann's Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, Bd. I, S. 241 f. (1893).

— —. IV. Zur Kenntniss der inneren Structur einiger Algenmembranen. Ibid., S. 260 f. (1893).

— —. V. Ueber die Querlamellirung der Bastzellmembranen. Bericht d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XI, S. 410 f. (1893).

Cramer, C. I. Ueber die verticillirten Siphoneen, besonders Neomeris und Bornetella. Denkschr. d. schweiz. naturf. Gesellsch., Bd. 32 (1890).

Crato, E. I. Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. Botan. Zeitg. 1893, S. 157 f.

Figdor, W. I. Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreich. Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 100 (1891).

Fischer, A. I. Zur Eiweissreaction der Zellmembran. Bericht d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. V, S. 423 f. (1887).

— —. II. Zur Eiweissreaction der Membran. Ibid., Bd. VI, S. 113 f. (1888).

Forssell. I. Beiträge zur Mikrochemie der Flechten. Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 93 (1886).

Gilson, E. I. La cristallisation de la Cellulose et la composition chimique de la membrane cellulaire végétale. Extrait de la Revue „La Cellule", t. IX, 2e fascicule (1893).

Hartig, Th. I. Untersuchungen über den Bestand und die Wirkung der explosiven Baumwolle etc. Braunschweig 1847.

— —. II. Entwickelungsgeschichte des Pflanzenkeims etc. Leipzig 1858.

— —. III. Ueber die Entwickelungsfolge und den Bau der Holzfaserwandung. Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 69 (1870).

Hegler, R. I. Histochemische Untersuchungen verholzter Membranen. Flora 1890, S. 31 f.

Kienitz-Gerloff. I. Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebeelementen in der Pflanze. Botan. Zeitg. 1891, S. 1 f.

Klebs, G. I. Einige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner, „Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut". Biol. Centralbl. Bd. VI, S. 449 f. (1886).

— —. II. Einige Bemerkungen zu der Arbeit von Krasser „Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss etc." Botan. Zeitg. 1887, Sp. 697 f.

Klemm, P. I. Ueber die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen. Flora 1894, S. 19 f.

Kohl, F. I. Wachsthum und Eiweissgehalt vegetabilischer Zellhäute. Botan. Centr.-Blatt, Bd. XXXVII, S. 1 f. (1889).

Krabbe, G. I. Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellwände. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVIII (1887).

Krasser, F. I. Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss in der pflanzlichen Zellhaut, nebst Bemerkungen über den mikrochemischen Nachweis der Eiweisskörper. Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat Klasse, Bd. 94 (1886, cit. n. d. S.-A.).

— —. II. Ueber den mikrochemischen Nachweis von Eiweisskörpern in der pflanzlichen Zellhaut. Botan. Zeitg. 1888, Sp. 209 f.

Loew, O. und Bokorny, Th. I. Die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma. München 1882.

Mikosch, C. I. Ueber die Membran der Bastzellen von Apocynum Venetum L. Bericht d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. IX, S. 306 (1891).

Mischke, K. I. Beobachtungen über das Dickenwachsthum der Coniferen. Bot. Centr.-Blatt, Bd. XLIV (1890).

Nägeli, C. I. Pflanzenphysiol. Untersuch., Heft 2: Die Stärkekörner, 1858.

— —. II. Theorie der Gährung. München 1879.

— —. III. Ueber das Wachsthum der Stärkekörner. Botan. Mittheil., Bd. III, S. 487 (1881).

Nägeli und Schwendener. I. Das Mikroskop, II. Aufl., Leipzig 1877.

Nickel, E. I. Die Farbenreactionen der Kohlenstoffverbindungen, Berlin 1890.

Noll, J. I. Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch., Bd. 15 (1887).

Pfeffer, W. I. Studien zur Energetik der Pflanze. Abh. d. math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, Bd. XVIII (1892).

— —. II. Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. l. c. Bd. XX (1893).

Raatz, W. I. Die Stabbildungen im secundären Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIII, S. 568 f. (1892).

Reichl, C. und Mikosch, C. I. Ueber Eiweissreactionen und deren mikrochemische Anwendung. Sep.-Abdr. a. d. 19. Jahresber. d. k. k. Oberrealschule in d. II. Bezirk, Wien 1890.

Richter, P. Die Bromeliaceen, vergleichend anatomisch betrachtet. Inaug.-Diss. von Berlin, 1891.

Sachs, J. I. Ueber einige neue mikroskopische Reactionsmethoden. Sitzgsb. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 36, S. 5 f. (1859).

Singer. I. Beiträge zur näheren Kenntniss der Holzsubstanz und der verholzten Gewebe. Sitzgsb. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 85, S. 345 (1882).

Sonntag, P. I. Die Beziehungen zwischen Verholzung, Festigkeit und Elasticität vegetabilischer Zellwände. Landw. Jahrb., Bd. 21, S. 839 f. (1892).

Steinbrinck, C. Zur Theorie der hygroskopischen Flächenquellung und -schrumpfung vegetabilischer Membranen etc. Sep.-Abdr. aus d. Verh. d. naturh. Ver. d. preuss. Rheinlande etc., 47. Jahrg. (1891).

Strasburger, E. I. Histologische Beiträge, Heft II. Jena 1889.

Wèvre, A. de. Recherches sur la technique microchimique des albuminoides. Bull. d. l. Soc. belg. d. microsc. Année 20, p. 91 f. (1894, Ref. Botan. Centr.-Blatt, Bd. 58, S. 203).

Wieler, A. I. Ueber das Vorkommen von Verstopfungen in den Gefässen mono- und dikotyler Pflanzen. Mededeel. v. h. Pröfst. „Midden Java" te Klaten, 1892.

Wiesner, J. I. Ueber die Zerstörung der Hölzer an der Atmosphäre. I. Abth. Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 49 (1864).

— —. II. Beiträge zur Kenntniss der indischen Faserpflanzen etc. Ibid., Bd. 62, (1870).

— —. III. Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig 1873.

— —. IV. Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 93 (1886).

— —. V. Ueber den Nachweis der Eiweisskörper in den Pflanzenzellen. Bericht. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. VI, S. 187 f. (1888).

— —. VI. Zur Eiweissreaction und Structur der Zellmembran. Ibid., Bd. VI, S. 33 f. (1888).

— —. VII. Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz. Wien 1892.

— —. VIII. Eine Bemerkung zu Pfeffer's „Energetik der Pflanze". Botan. Zeitg. 1892, Sp. 473.

Wigand, G. I. Ueber die feinste Structur der vegetabilischen Zellmembranen. Schrift. d. Gesell. z. Beförd. d. ges. Naturw. z. Marburg 1856 (cit. n. d. S.-A.).

Winterstein, E. I. Zur Kenntniss der Pilzcellulose. Bericht. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XI, S. 441 f. (1893).

Zimmermann, A. I. Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Breslau 1887.

— —. II. Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.

Zur Präparation der Süsswasseralgen

(mit Ausschluss der Cyanophyceen[1]) und unter besonderer Berücksichtigung der Chlorophyceen)[2].

Von

Ferdinand Pfeiffer R. v. Wellheim.

Um tieferen Einblick in den histologischen Aufbau der Süsswasseralgen zu gewinnen, ist ausser deren Untersuchung im frischen, auch ihr Studium im fixirten, gefärbten und aufgehellten Zustande nöthig und müssen dabei sorgfältig alle jene Momente ausgeschlossen werden, welche Kunstproducte und Desorganisationen zur Folge haben könnten.

Dass dies mit grossen Schwierigkeiten besonders dann verknüpft ist, wenn es sich um Präparate handelt, welche nicht bloss der augenblicklichen Untersuchung dienen, sondern das Gesehene als Dauerobject festhalten sollen, ist jedem Praktiker zur Genüge bekannt.

Mögen nun die nachstehend angeführten, theils alten, theils neuen Methoden[3]) einen Beitrag zu den Versuchen bilden, diese Schwierigkeiten zu beheben.

---

1) Die Präparation der Cyanophyceen scheint vielfach anderen Bedingungen zu unterliegen, als sie für die übrigen Algenklassen massgebend sind. Die diesfalls unternommenen Versuche sind noch nicht abgeschlossen und müssen Mittheilungen darüber späterer Zeit vorbehalten bleiben.

2) Was die Diatomaceen anbelangt, so werden sie hier nur so weit in's Auge zu fassen sein, als es sich um die Präparation ihres Zellinhaltes handelt. Wie derartiges Material bearbeitet werden muss, um reine Schalenpräparate zu erhalten, liegt den Zwecken dieser Arbeit vollständig fern.

3) Es wurde dabei stets nach solchen gesucht, welche ein die Gesammtverhältnisse der betreffenden Alge zeigendes Typenbild gewinnen

Was die Form ihrer Darstellung betrifft, so werden zuerst sie selbst (Allgemeiner Theil), dann ihre Auswahl und Anwendung auf einzelne Algengattungen (Besonderer Theil) zur Erörterung gelangen.

A. Allgemeiner Theil.

Zur Erzielung guter Resultate ist das richtige Zusammenwirken der massgebenden Factoren: Fixirung, Härtung, Aufbewahrung und Einschluss (incl. definitiver Umrahmung des Präparates) vom grössten Einflusse. Naturgemäss sind sie daher auch in dieser Reihenfolge zu besprechen.

I. Fixirung, Härtung und Aufbewahrung.

Brauchbarkeit, Dauerhaftigkeit und Schönheit eines Präparates hängen in erster Linie davon ab, dass durch geeignete Fixirungsmittel, abgesehen von der äusseren Gestalt, auch der plasmatische Inhalt in möglichst unveränderter Form und Lage abgetödtet und soweit gehärtet wird, dass das Object, ohne in der Folge eintretende Veränderungen zu erleiden, eine längere Aufbewahrung und die Vornahme weiterer Manipulationen (Färbung, Einschluss) gestattet.

Solche mehr oder minder taugliche Reagentien sind besonders: die Chromsäuregemische: 1procentige Chromsäure, Chromessigsäure, Chromosmiumessigsäure, Chromessig-Pikrinsäure, dann Pikrinsäure (in Wasser oder verschieden starkem Alkohol gelöst), Pikrinessigsäure, 1procentige Osmiumsäure, Osmiumsäuredampf, Joddampf, Jod (in Wasser oder verschieden starkem Alkohol gelöst), Jodjodkaliumlösung, verschieden verdünnter Alkohol, absoluter Alkohol etc.

Alle Fixirungen erfordern unbedingt, dass das Material möglichst frisch in die Fixirungsflüssigkeit eingetragen werde.

Die weitaus günstigsten Resultate wurden mit Chromessigsäure erzielt, welche, wenn es statthaft wäre, von einem Universal-Fixirungsmittel zu sprechen, den Namen eines solchen für die vorliegenden Zwecke am ehesten und zwar um so mehr verdienen

---

lassen; specielle, zur Klarlegung ein oder des anderen Structurverhältnisses dienende Reactionen lagen fern oder wurden nur in zweiter Reihe berücksichtigt.

würde, als sie, gleichsam als Beize wirkend, in besonderem Grade das Zustandekommen guter Färbungen zu begünstigen scheint.

Ihre Zusammensetzung[1]) ist die von Flemming angegebene:

Chromsäure 1 %	70 ccm,
Eisessig	5 „
Wasser[2])	90 „

und hat ihre Menge wenigstens das 100fache des zu fixirenden Algenvolums zu betragen.

Die vom überschüssigen Wasser befreiten Algen[3]) werden in dieselbe gebracht und Anfangs öfters mit einem Glasstäbchen hin- und hergeschwenkt, um sie mit dem Reagens rasch und gleichmässig in Berührung zu bringen. Waren sie stark mit Kalktheilchen gemischt und davon vorher durch Ausfläthen und Schlemmen nicht zu reinigen gewesen, so dass theilweise Neutralisation stattfindet, so ist die Flüssigkeit nach kurzer Einwirkung abzugiessen und durch neue zu ersetzen.

Im Uebrigen hat die Chromessigsäure bis zu 12 Stunden einzuwirken[4]).

Sodann wird gründlichst unter oftmaligem Wasserwechsel[5]) ausgewaschen.

In der Regel werden, wenn die Fixirung und Zerstörung des Chlorophylls etc. beendet ist, die Algen weiss, öfters gelblich oder bräunlich erscheinen. Diese letzteren Farben können von vorhanden gewesener Gerbsäure herrühren, welche mit Chrom so gefärbte Verbindungen eingeht.

Besonders gute Resultate liefert die Chromessigsäure bei vielen Chlorophyceen.

1) Dr. W. Behrens, Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten, 2. Aufl., p. 55. Es wird dort angegeben, dass bei Anwendung dieses Chromsäuregemisches Anilinfärbungen auszuschliessen sind. Diese Bemerkung muss jedoch mit Rücksicht auf die durch die später erwähnten Anilinfarben erzielten Resultate als nicht ganz zutreffend bezeichnet werden.

2) Destillirtes Wasser braucht es nicht zu sein.

3) Hinsichtlich kleinster, im Magma zerstreut vorkommender Algen siehe Anmerkung 1, p. 698.

4) Bei manchen Algen darf die Einwirkung keine zu lange sein, weil sonst theilweise Zerfall eintritt, so z. B. bei Batrachospermum.

5) Siehe Anmerkung 2. Um jedoch dabei das Entstehen störender Luftbläschen zu vermeiden, ist frisch abgekochtes und dann ausgekühltes Wasser zu verwenden.

Hierbei soll schon hier darauf verwiesen werden, dass durch sie der verschiedene Algen: Batrachospermum, Draparnaldia, Chaetophora (jüngere Zustände!) etc. umhüllende, Farbstoffe gleichfalls intensiv aufspeichernde Schleim vollständig gelöst und entfernt wird.

Durch ihre Einwirkung tritt nur in wenigen Fällen und auch dort meist in nicht bedeutendem Maasse der Zellinhalt von der Zellwand zurück und wirken sohin bei der Plasmatödtung plasmolytische Vorgänge mit.

Sind solche zu constatiren, so kann versucht werden, dem Uebelstande durch Zusatz von 1—2 ccm 1procentiger Osmiumsäure zu je 10 ccm der Chromessigsäure, oder durch Anwendung der schwächeren oder stärkeren Chromosmiumessigsäure[1]) nach Flemming abzuhelfen. In einzelnen Fällen wird man damit die Plasmolyse vermindern.

Bei diesen Mischungen hat die Menge der Fixirungsflüssigkeit das 5fache des Algenvolums zu betragen und nur ½—5 Stunden einzuwirken. Was die übrigen Cautelen und weiteren Manipulationen betrifft, so sind sie die gleichen wie bei Chromessigsäure.

Tritt, was bei zu langer Einwirkung öfters geschieht, Schwärzung des fixirten Materiales ein, so wird dasselbe nach dem Verfahren Overton's[2]) mit Wasserstoffsuperoxyd gebleicht.

Diese Bleichung ist stets dann vorzunehmen, wenn sich das Object bereits in starkem Alkohol befindet. Es wird aus diesem in 1 Thl. käufliches Wasserstoffsuperoxyd + 10—25 Thl. (70—80procentigen) Alkohol übertragen. Die Entfärbung ist meist nach kurzer Zeit (15 Minuten bis eine Stunde) vollendet und wird durch schwaches Erwärmen beschleunigt. Sodann folgt gründliches Waschen mit Alkohol und können die weiteren Tinctionen nunmehr vorgenommen werden.

Leider ist zu bemerken, dass sich bei dieser Fixirungsmethode die Chromatophoren weniger leicht selbst dann tingiren, wenn die Färbung bald nach der Fixirung erfolgt.

---

1) Schwächere Lösung: | | Starke Lösung: |
| --- | --- | --- | --- |
| Chromsäure 1 % | 25 ccm, | Chromsäure 1 % | 75 ccm, |
| Osmiumsäure 1 % | 10 „ | Osmiumsäure 2 % | 20 „ |
| Essigsäure 1 % | 10 „ | Eisessig bis zu | 5 „ |
| Wasser | 55 „ | | |

2) Zeitschrift für wiss. Mikroskopie, Bd. VII (Jahrgang 1890), p. 10 f.

Weniger günstige, aber in einzelnen Fällen brauchbare Resultate wurden mit den wässerigen Pikrinsäure-Gemischen erzielt. Durch ihre Einwirkung zieht sich bei vielen Chlorophyceen der Zellinhalt von der Zellwand stärker zurück als bei den Chromsäure-Gemischen.

Sehr zufriedenstellende Resultate sind damit bei den Rhodophyceen (Batrachospermum), Phaeophyceen (Hydrurus), Chlorophyceen (Volvox) zu erhalten.

Wurde so fixirt, so muss mit gewöhnlichem Wasser oder 10-procentigem Alkohol ausgewaschen werden. Ein höherer Alkohol-Procentgehalt der Auswaschflüssigkeit könnte Schrumpfungen verursachen.

Vollständig wird daher die Pikrinsäure meist erst dann entfernt, wenn die Alge nach späteren Methoden in starken Alkohol gebracht worden ist.

Was die übrigen, früher aufgezählten Fixirungsmittel betrifft, so kamen sie nur ab und zu, mehr versuchsweise zur Anwendung. In speciellen Fällen werden sie, wie Osmiumsäure und Jod, Vorzügliches, schwer durch andere Mittel zu Ersetzendes leisten.

Wer sich über ihren Gebrauch näher zu orientiren wünscht, sei auf die Werke[1]) Strasburger's, Behrens' und Zimmermann's, sowie auf die einschlägigen Publicationen der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie, herausgegeben von Dr. W. J. Behrens, verwiesen.

Starker oder gar absoluter Alkohol kann bei Algen wegen des durch ihn verursachten Collapses selten verwendet werden. Dennoch wird er hie und da gute Resultate erzielen lassen.

Sind die Algen auf die eine oder andere Weise fixirt, und ist die Fixirungsflüssigkeit durch gründliches Auswaschen entfernt, so werden sie, wenn nicht sofort weiter behandelt werden soll, in 90 Thl. Wasser + 10 Thl. Glycerin aufbewahrt, welchen man Kampherstückchen oder besser Carbolsäure zusetzt. Dabei wäre zu

---

1) Dr. E. Strasburger, Das botanische Practicum, II. Aufl., 1887.
Dr. A. Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik, Tübingen 1892.
Dr. W. J. Behrens, Leitfaden der botanischen Mikroskopie, Braunschweig 1890.
— —, Hilfsbuch zur Ausführung mikroskop. Untersuchungen, 1883.
— —, Tabellen zum Gebrauch bei mikroskop. Arbeiten, II. Aufl., 1892.

beachten, dass das den fixirten Algen anhaftende Wasser eine Verdünnung der Aufbewahrungsflüssigkeit zur Folge hat, und es sich daher empfiehlt, dieselbe nach einiger Zeit durch neue zu ersetzen.

Mit wenigen Ausnahmen halten sich die Objecte in derselben lange Zeit unverändert. Material, welches in ihr durch 2½ Jahre lang conservirt wurde, zeigte sich vollkommen brauchbar. Die Tinctionsfähigkeit desselben hatte (natürlich sind dabei nur die nachstehenden Färbemethoden in's Auge gefasst) in keiner oder höchst unbedeutender Weise gelitten.

Allerdings ist sie nicht immer am Platz. So beispielsweise nicht bei Hydrurus. Er kann darin wohl kürzere Zeit aufbewahrt werden, bei längerem Aufenthalte dagegen zerfallen die feineren Aestchen. Es hängt dies jedenfalls mit der Lockerung der Gallerte durch Chromessigsäure, Pikrinsäure etc. zusammen. Soll derartiges Material länger brauchbar bleiben, so wird es am besten nach den folgenden Methoden in Alkohol gebracht und darin conservirt.

II. Entwässerung bezw. Ueberführen in starken Alkohol.

Für die späteren Tinctionsmethoden, sowie für den Einschluss in harzige Medien ist es unbedingt nöthig, die Objecte zu entwässern.

Wenn nun auch verschiedene derartige Mittel hätten verwendet werden können, so wurde doch der guten Härtung wegen für die vorliegenden Zwecke ausschliesslich 95procentiger, eventuell absoluter Alkohol benutzt.

Da derselbe bekanntermassen bei unmittelbar eingetragenen, zarten Objecten starke Schrumpfungen des Zellinhaltes und Collabiren der Zellwandungen hervorruft, so kamen zur Vermeidung derselben folgende Methoden zur Anwendung:

1. Das Glycerinverfahren.

Dieses von Dr. Overton[1]) empfohlene, durch Anwendung des Schwefelsäure-Exsiccators[2]) abkürzbare Verfahren giebt in allen

1) Dr. E. Overton, Mikrotechnische Mittheilungen aus dem botanischen Laboratorium der Universität Zürich. (Zeitschrift für wiss. Mikroskopie, Bd. VII, Jahrgang 1890, p. 12.)

2) F. Pfeiffer R. v. Wellheim, Mittheilungen über die Anwendbarkeit

Fällen vortreffliche Resultate. Nach demselben wird das Object in 100 Theile Wasser + 10 Theile Glycerin (säurefrei!) gebracht, und im Schwefelsäure-Exsiccator die langsame Concentrirung der Mischung bezw. des Glycerins vorgenommen. Schwaches Erwärmen des Exsiccators (auf höchstens 35° C.) beschleunigt die Procedur bedeutend.

Sind nach einiger Zeit die Algen lediglich vom dicken Glycerin durchtränkt, so wird das letztere gründlich mit starkem Alkohol ausgewaschen, welcher nunmehr keinerlei Veränderungen[1]) hervorruft.

Bei weniger subtilen Algen erreicht man den gleichen Zweck:

2. **Durch das in jedem der früher angeführten Handbücher beschriebene Schulze'sche Entwässerungsgefäss.**

Wendet man dasselbe an, so müssen die Diffusionsvorgänge genau regulirt werden. Am einfachsten ist dies dadurch zu erreichen, dass das Material mit destillirtem Wasser oder 10proc. Alkohol in das innerste Gefäss gebracht, das äussere dagegen mit 60—70proc. Alkohol angefüllt wird. Hat der Ausgleich stattgefunden, dann ist der Alkohol des äusseren Gefässes mit absolutem zu vertauschen, dessen Wasserfreiheit durch Zusatz von geglühtem Kupfersulfat erhalten werden kann.

Denselben Zweck erreicht man auf einmal durch zwei innere Gefässe. In's innerste kommt das Object mit 10proc. Alkohol, in's zweite wird ca. 60proc., in's äussere absoluter Alkohol gegossen.

Selbst bei grösseren Materialmengen ist die Procedur gewöhnlich nach 2—3 Tagen beendet.

Schliesslich wurde versucht, starken Alkohol langsam

3. **durch Capillarwirkung**

dem in destillirtem Wasser oder 10proc. Alkohol liegenden Materiale zuzuführen. (Nur für resistentere Objecte geeignet.)

Die hierzu nöthigen Apparate kann Jedermann sich ohne Mühe selbst zusammenstellen.

---

des venetianischen Terpentins bei botanischen Dauerpräparaten. (Zeitschrift für wiss. Mikroskopie, Bd. VIII, Jahrgang 1891, p. 32 f.)

1) Kein Collaps, eher Turgescenz. Eine Ausnahme bilden nur verschiedene Gallertmembranen.

Es ist dazu nur ein grösseres und ein doppelt so hohes kleineres Glasschälchen nöthig. Die grössere Schale wird um so viel höher gestellt, dass der Rand der kleineren mit ihrer äusseren Bodenfläche in einer Linie steht.

Das Object kommt in einer geringen Menge destillirten Wassers oder 10proc. Alkohols in die untere Schale.

Nachdem man in die obere Schale starken oder absoluten Alkohol gegossen hat, wird dieselbe mit der unteren durch einen circa 1 cm breiten, mehrmals der ganzen Länge nach zusammengelegten, leicht vernähten und heberartig gebogenen Leinwand- oder Fliesspapierstreifen verbunden.

Vor dem Gebrauche soll der Streifen mit destillirtem Wasser oder 10proc. Alkohol getränkt werden.

In Folge der Capillarwirkung fliesst der Alkohol des oberen Gefässes allmählich ins untere ab. Da derselbe leichter als Wasser ist, schwimmt er zunächst an der Oberfläche und dringt nur langsam von oben nach unten vor. Will man dieses Vordringen beschleunigen, was wohl nur selten (bei ziemlich widerstandsfähigen Algen) der Fall sein darf, so muss man öfters mit einem Glasstäbchen die sich bildenden Flüssigkeitsschichten mischen.

Zeitweise giesst man sodann etwas Flüssigkeit aus dem unteren Gefässe ab und lässt so lange Alkohol zutreten, bis das Object in genügend concentrirtem Alkohol liegt. Für die vorliegenden Zwecke genügt meist 90—95procentiger.

Selbstverständlich müssen die Glasschälchen während der ganzen Manipulation unter einer gut schliessenden Glasglocke stehen, um das Verdunsten und Verstauben hintanzuhalten.

Auch bei grösseren Mengen ist oft schon nach 24 Stunden der Alkohol der unteren Schale von genügend hohem Procentgehalte.

Es wurde jede der angeführten Methoden versucht, doch muss betont werden, dass die Overton's nie versagt und sich daher am besten bewährt hat. Der durch sie bedingte grössere Zeitaufwand wird stets durch tadellose Resultate wettgemacht.

III. Färbung.

Um ein typisches, die plasmatischen Verhältnisse different zeigendes Bild zu bekommen, muss das Object entsprechend gefärbt werden.

Bevor die Methoden selbst abgehandelt werden, habe ich
Bemerkung vorauszuschicken, dass die nachstehenden Farbstoffe
ziehungsweise Imprägnationsmittel) grösstentheils nur in alk
lischen Lösungen gute Tinctionen ergaben und daher die A
stets behufs Färbung auf eine der sub II) erörterten Methode
starken Alkohol auch dann gebracht werden mussten, wenn Einsc
in harzige Medien nicht stattfand.

Da sonach die Tinction mit alkoholischen Lösun
die Regel, die mit wässerigen die Ausnahme bildet, so soll
nächst die erstere besprochen werden.

1. Anilinfärbungen.

a) *Färbung mit Magdalaroth* [1]).

Dasselbe lieferte fast durchwegs sowohl allein, als besonde
Verbindung mit Anilinblau und den später angeführten Eisenfärbu
vorzügliche Resultate.

Lösung: Der trockene Farbstoff wird in 85—95 % Alk
concentrirt gelöst. Die Lösung ist tiefroth, mit starker Fluores
bei auffallendem Lichte. Je höher procentiger Alkohol verwe
wird, desto stärker tritt diese auf.

Anwendung: Von der concentrirten Lösung mischt man
20 ccm des circa 95procentigen Alkohols [2]), in welchem die A
liegt, ungefähr 1—3 Tropfen bei.

Nach mehrstündiger Einwirkung wird die Tinctionsflüssig
abgegossen, und, da diese Färbung dauerhafte und schöne Bi
besonders bei Einschluss in venetianischen Terpentin (bezw. in an
Harze) giebt, die zumeist überfärbte Alge in eine 10procen
Lösung desselben [3]) übertragen.

Die Tinction kann ebensogut mit der (sub IV zu erörternd
Einschlussmanipulation dadurch verbunden werden, dass das Mate
in die vorerwähnte, verdünnte Terpentinlösung gebracht und die
ein bis mehrere Tropfen des Magdalarothes zugesetzt werden.

---

1) Bezogen von Rud. Siebert, k. und k. Hoflieferant, Wien, VIII. A
strasse 19 und von Dr. Georg Grübler in Leipzig, Bayerische Strasse 63,
Magdalaroth des Handels.

2) Bei einigen Algengattungen (beispielsweise Hydrurus, Tetraspora etc.)
die Färbung in 50—60procentigem Alkohol geschehen.

3) Manchmal kann gleich eine bis ca. 30procentige verwendet werden.

In dem Maasse als im Chlorcalcium-Exsiccator, in welchen das Schälchen kommt, die Concentration des venetianischen Terpentins steigt, speichert die Alge intensiver den Farbstoff auf.

Bei nicht genau bemessenem Magdalaroth-Zusatz ist stets Ueberfärbung vorhanden.

Trotzdem kann bei Einschluss in venetianischen Terpentin sofort zu demselben geschritten und dann eine Correctur der Tinction vorgenommen werden.

Dieselbe geschieht dadurch, dass das fertige Präparat länger oder kürzer auf weisser Unterlage dem vollen Sonnenlichte ausgesetzt wird. Mikroskopische Controle hat selbstverständlich zeitweise das Fortschreiten der Entfärbung[1]) zu constatiren.

Nehmen wir als Beispiel Spirogyra: Bei vorhandener Ueberfärbung ist nicht allein Zellkern, Pyrenoid und Chromatophor, sondern auch Zellhaut eventuell Gallerthülle intensiv und ziemlich gleichförmig gefärbt. Lässt man darauf directes Sonnenlicht einwirken, so entfärbt sich zuerst die Schleimhülle und Zellhaut. Plasma und Chromatophor verblassen früher, als der Zellkern, der Nucleolus und das Pyrenoid.

Diese Vorgänge spielen sich jedoch nicht immer gleich regelmässig ab.

Sind in einem Präparate theils gut, theils diffus gefärbte Objecte eingelegt, so können die differenten, um einer zu starken Entfärbung vorzubeugen und nur die diffusen dem Lichte auszusetzen, mit gut deckenden Ueberzügen ungefähr so versehen werden, wie es der Photograph beim sogen. „Abdecken“ zu thun pflegt.

Ist eine genügende Differenzirung[2]) erreicht, so wird die Procedur abgebrochen und muss nunmehr das Präparat vor der Einwirkung directen Sonnenlichtes bewahrt bleiben, weil sonst vollständige oder fast vollständige Entfärbung eintreten würde. Gewöhnliches Tageslicht scheint keine bedeutenderen Veränderungen hervorzurufen.

Welche Factoren diese Entfärbung bewirken, ob das Sonnenlicht einen Oxydationsprocess einleitet oder nicht, darüber möge der Chemiker entscheiden.

---

1) Tritt oft ziemlich rasch nach wenigen Minuten ein.

2) Diese Entfärbung und Differenzirung tritt nur bei venetianischem Terpentin und nur dann in genügender Weise ein, wenn derselbe im Innern des Präparates noch nicht völlig erhärtet ist, was erst nach einer Reihe von vielen Monaten geschieht.

Will man nicht im Lichte entfärben, sondern schon durch gerade ausreichenden Farbzusatz differente Bilder gewinnen, (diese Methode giebt, wenn sie auch schwieriger zu handhaben ist, die schönsten Resultate), so darf nur sehr wenig Magdalaroth dem Terpentin zugesetzt werden. Ein Anhaltspunkt für das Mehr oder Weniger lässt sich nicht geben, der richtige Grad muss stets ausprobirt werden.

War zu stark tingirt, so kann der Ueberschuss durch neuerliches Aufgiessen mit [illegible]procentigem Terpentin und Abgiessen eines Theiles der Lösung, in welche der Farbstoff wieder theilweise übergeht, corrigirt werden. Eine geringe Spur von Ueberfärbung soll jedoch stets bleiben, weil die Intensität der Magdalarothtinction meist nach dem definitiven Einschlusse um ein Weniges zurückgeht.

Was die Haltbarkeit der Färbung im venetianischen Terpentin betrifft, so ist sie sehr zufriedenstellend. Im Jahre 1890 hergestellte Präparate zeigen noch heute ihre volle Schönheit und Farbenfrische. Allerdings ist zu bemerken, dass sie nach jedesmaligem Gebrauche (und welcher um seine Sammlungen besorgte Mikroskopiker würde es nicht thun) in das schützende Kästchen zurückkommen und sohin stärkeren Lichteinwirkungen relativ kurze Zeit ausgesetzt werden.

b) *Färbung mit Anilinblau*[1] *(wasserlöslich).*

Dasselbe gab besonders gute, haltbare Tinctionen bei den Chromatophoren der Diatomeen. Hübsche Bilder einzelner anderer Algen können durch die sub c) angeführte Combination mit Magdalaroth erhalten werden.

Bei Algen mit starken Gallerthüllen ist Anilinblau allein oder seine Combination mit Magdalaroth unanwendbar, weil sich auch diese Hüllen zu intensiv blau mitfärben.

Lösung: Der Farbstoff wird concentrirt in 80—85procentigen Alkohol gelöst. Die Farbe der Lösung ist fast undurchsichtig, tief dunkelblau.

Anwendung: Die Tinction ist in 80—85proc., neutralem oder mit einer Spur von Salz- oder Essigsäure versetztem Alkohol der-

---

1) Bezogen durch **Rud. Siebert** in Wien und **Dr. Georg Grübler** in Leipzig.

gestalt vorzunehmen, dass man demselben einige Tropfen des concentrirten Anilinblaus zusetzt und 1/2 bis einige Stunden einwirken lässt. Ueberfärbung wird durch Ausziehen mit Alkohol behoben. Es bedarf dazu längerer Einwirkung und öfteren Wechsels. Dabei kann sich, wenn der Alkohol nicht angesäuert war, das Object scheinbar ganz entfärben. Säurezusatz stellt die Farbe sofort wieder her. Wie bei Magdalaroth ist eine geringe Uebertinction auch hier wünschenswerth.

Venetianischer Terpentin eignet sich als Einschlussmittel vortrefflich.

Da bei Diatomeen mit Anilinblau schöne Bilder erzielt werden, so kann, wenn derartig tingirtes Material zuerst in langsam concentrirten Terpentin gebracht worden ist, dieser letztere durch Styrax[1]) ersetzt, bezw. mit demselben gemischt werden.

Auch in diesem hält sich die Farbe gut und treten neben den Chromatophoren vermöge des höheren Brechungsindexes zugleich die Schalenstructuren deutlich hervor.

c) *Färbung mit Magdalaroth und Anilinblau.*

Lösungen: Man verwendet die unter a und b angeführten.

Anwendung: Zuerst wird das Object mit Magdalaroth gefärbt. Ueberfärbung schadet nicht. Hierauf wird es oberflächlich mit Alkohol abgespült, in durch 80—85procentigen Alkohol mehr oder minder verdünntes Anilinblau gebracht und dort ein bis mehrere Minuten belassen. Sein leuchtendes Roth wird darin bläulichviolett.

Nun taucht man das Object einige Secunden lang in höchstens 0,25procentigen Salzsäure-Alkohol, in welchem sofort Bläuung eintritt.

Dann ersetzt man diesen rasch durch neutralen, wechselt mehrmals, und überträgt es behufs Einschlusses in die verdünnte Terpentinlösung.

Diese Färbung wurde bei Cladophora, Draparnaldia und Spirogyra versucht, und gab dort, wo sie gelang, prächtige Resultate.

---

1) Styrax in Benzol gelöst. Benzol greift Anilinfarben nicht an.

Kerne und Pyrenoïde heben sich leuchtend roth vom dunklen Blau der Chromatophoren und dem lichteren des übrigen Plasmas ab. Zudem färbt sich bei richtiger Tinction in geringem Grade die Zellwand, so dass auch ihre Grenzen scharf und bestimmt sichtbar werden.

Im Uebrigen ist die Methode nicht leicht zu handhaben. War die Einwirkung des Anilinblau's oder des Säurealkoholes zu kurz, so tritt das Blau nicht kräftig genug heraus; war deren Einwirkung zu lang, so ist das Roth vollständig vernichtet.

Die Präparate halten sich trefflich in venetianischem Terpentin und Styrax; in letzterem wird hie und da — besonders bei starker Tinction — das Farbenbild überraschend schön.

2. Eisenfärbungen[1]) allein oder mit Anilinfarben combinirt.

Trotz der günstigen Resultate, welche mit Magdalaroth erzielt werden konnten, schien es doch wünschenswerth, durch Combinationen mit anderen Farbstoffen nicht allein die Chromatophoren und die übrigen plasmatischen Zellbestandtheile differenter und schärfer zu tingiren, als es bei einfacher Färbung möglich ist, sondern auch im einzelnen Falle die Zellgrenzen klarer abzuheben und sichtbarer zu machen.

Ich bedurfte dazu einer Färbung, die diesen Erfordernissen zum Theile schon an und für sich nachkam und dabei eine Combination mit dem bereits bewährten Magdalaroth gestattete, das ich für berufen hielt, eine noch weiter gehende Differenzirung durch schöne Contrastwirkung herbeizuführen.

Nach manchem misslungenen Versuche erwiesen sich nachstehende Eisenfärbungen als tauglich:

Lösung: Für dieselben kommt neutrales, meist in 95procentigem Alkohol concentrirt gelöstes Eisenchlorid zur Verwendung. Wässerige Lösungen ergaben negative Resultate.

Anwendung: Dem in Alkohol[2]) befindlichen Materiale werden

---

1) Diese Methode sollte richtiger als „Imprägnation mit Eisenchlorid“ bezeichnet werden; der Kürze wegen wurde jedoch der vorliegende Ausdruck gewählt.

2) Meist 95procentiger. In einzelnen Fällen ist 80—85procentiger zu verwenden, so z. B. bei Pediastrum.

unter Schütteln auf circa 10 ccm ein bis mehrere Tropfen der obigen Eisenlösung zugesetzt.

Das Eisenchlorid hat mindestens eine Stunde, noch besser mehrere (bei Algen mit schwer durchlässigen Membranen oder starken Gallerthüllen sogar bis zu 48 Stunden) einzuwirken.

Hierauf wird unter öfterem Wechsel stunden- bis tagelang mit 95procentigem Alkohol ausgewaschen und das überschüssige Eisen beseitigt. Das vom Objecte aufgespeicherte muss sodann in eine gefärbte Verbindung übergeführt werden.

Dies ist auf verschiedene Weise zu erreichen:

α) Durch Gallussäure.

Lösung: Gallussäure wird bis zur Sättigung in 95procentigem Alkohol gelöst. Man kann sie vorräthig halten, muss sie jedoch vor Luftzutritt bewahren, da sie sich durch Sauerstoffaufnahme bräunt und zersetzt.

Anwendung: Dem mit Eisenchlorid behandelten und gut ausgewaschenen Algenmaterial werden einige Tropfen obiger Lösung zugesetzt. Schon nach kurzer Einwirkung bräunt es sich. Die gelbbraune bis schwarze Färbung ist nach 1—2 Stunden vollendet.

War das überschüssige Eisen gut entfernt, so finden wir z. B. bei Spirogyra die Zellhäute schwach, das Plasma stärker, noch stärker und schärfer in den Conturen die Chlorophyllbänder, am stärksten die Pyrenoïde, den Kern und das Kernkörperchen gefärbt.

Meist trifft man das Auswaschen nicht so genau. Jedenfalls ist darauf zu achten, dass des Guten nicht zu viel geschieht; ein Ueberfärben schadet weniger.

Ist solches eingetreten, so wird es einfach mit 1procentigem Salzsäurealkohol behoben, von dem man unter gutem Umschütteln einige Tropfen zusetzt. Die Entfärbung beginnt sofort und ist je nach dem Säurezusatz in kürzerer oder längerer Frist beendet. Vorsicht ist dabei stets nöthig, da die Correction weniger Minuten bedarf.

Wurde die Ueberfärbung behoben, so ist der Säurealkohol sofort durch neutralen zu ersetzen und damit so lange auszuwaschen, bis einerseits die Salzsäure, andererseits die Gallussäure, welch' letztere bei Harzeinschluss auskrystallisiren und das Präparat verunstalten würde, vollständig ausgezogen ist.

War nur einfache Färbung beabsichtigt, so muss die Säure-Alkoholbehandlung besonders sorgfältig regulirt werden, wenn man differente und doch kräftige Bilder erhalten will.

Anders liegt es bei der später zu besprechenden Magdalarothnachfärbung. Hier soll, und das gilt für sämmtliche Eisenfärbungen, das Eisen lediglich eine differente, die Conturen scharf zeichnende Grundfarbe abgeben, das Magdalaroth dagegen dem Bilde die Lichter aufsetzen.

Bei der einfachen Eisenfärbung mit Gallussäure kann das Object nach dem Auswaschen, ohne dass es Schaden leidet, in Alkohol aufbewahrt oder gleich in venetianischen Terpentin (nach später angeführten Methoden) gebracht werden.

In dem letzteren sowie in anderen harzigen Medien ist sie sehr haltbar. Weniger ist es in Glycerin oder in Glyceringelatine der Fall, gar nicht in Kali aceticum.

β) Durch Echtgrün (Dinitroresorcin)[1].

Lösung: Wird concentrirt in 80—95procentigem Alkohol gelöst. Es löst sich nur schwer und in geringem Maasse. Die Farbe ist bräunlich.

Anwendung: Das mit Eisen behandelte und ausgewaschene Object wird in eine ausreichende Menge verdünnter Echtgrünlösung (bis 9 Theile 80—95procentiger Alkohol + 1 Theil concentrirtes Echtgrün) gebracht und hat in ihr mehrere Stunden zu verweilen. Nach einiger Zeit kann, um sicher zu gehen, dass alles vorhandene Eisen in die gefärbte Verbindung geführt wird, neuerdings etwas Echtgrün zugesetzt werden.

Die Algen tingiren sich tiefdunkelgrün. Eine Spur von Salzsäure, welche der Echtgrünlösung zugesetzt wird, scheint manchmal die Tinction zu beschleunigen.

War in dem Objecte in Folge zu kurzen Auswaschens überschüssiges Eisen vorhanden, so färbt sich die Echtgrünlösung schon nach Kurzem stark grün. Will man in diesem Falle Niederschläge

---

1) Bezogen durch Dr. Georg Grübler in Leipzig.

Dieses Reagens wurde zuerst von Platner zur Färbung des Neurokeratingerüstes der Nervenfaser vorgeschlagen. (Zeitschrift für wiss. Mikroskopie, Bd. VI, Jahrgang 1889, p. 186 f.

vermeiden, die allerdings, wenn Säurebehandlung nachfolgt, belanglos sind, so ist sie ein- oder auch mehrmals durch frische zu ersetzen.

Ist genügend gefärbt, so wird mit starkem Alkohol gut gewaschen und erscheinen, Spirogyra wieder als Beispiel genommen, die früher angegebenen Theile ebenso, nur grün gefärbt. War überfärbt, so ist auch hier Zellhaut und Gallerte stark mit tingirt.

Diese Ueberfärbung kann in gewissen Fällen erwünscht sein, indem gerade durch sie Verhältnisse zur Ansicht gebracht werden, die sonst ohne Reagentien nicht sichtbar sind.

Kommt es bei ihrem Vorhandensein auf einen solchen Zweck nicht an, so muss entfärbt werden, und diese Methode giebt bessere Resultate, als zu weit getriebenes Auswaschen des Eisens.

Verwendet wird dazu 1 procentiger Salzsäurealkohol.

Das Ausziehen der Farbe geht relativ langsam vor sich und sind dazu oft Stunden nöthig. Der richtige Grad muss natürlich sorgfältig durch zeitweise mikroskopische Untersuchung controlirt werden.

Der Säurealkohol färbt sich grünlich oder grün und wird von ihm die Farbe ohne Zersetzung aufgenommen.

Sowie bei *α*) verliert zuerst Zellhaut und Gallerte, dann das Plasma, die Chromatophoren, die Pyrenoïde[1]), der Kern und das Kernkörperchen den Farbstoff.

Ist genügend differenzirt, so wird der Säurealkohol (der übrigens nicht leicht wieder vollständig auszuwaschen ist), durch neutralen entfernt.

Da bei dieser Tinction fast in allen Fällen Magdalarothnachfärbung stattzufinden hat, so kann gleich die Empfindlichkeit dieses Farbstoffes gegen Säuren zur Controle dienen, ob das Auswaschen vollendet ist.

Die geringste Spur von Säure wird ihn sofort entfärben oder in Gelb verändern.

Die Eisen-Echtgrünfärbung ist mindestens ebenso dauerhaft, als die sub *α*) angeführte. Sie hält sich nicht nur ausgezeichnet in Harzen, besonders in venetianischem Terpentin, sondern auch in Glycerin, Glyceringelatine und in Kali aceticum.

---

1) Diese treten hier etwas weniger stark als bei Gallussäurefärbung hervor.

γ) Durch Gallëin[1]).

Lösung: Wird in 80—95procentigem Alkohol, concentrirt gelöst, verwendet. Die Farbe der Lösung ist violett-bräunlich.

Anwendung: Wie nach der Eisenbehandlung α) und β) wird das Object in ein gehöriges Volum verdünnter Gallëinlösung (bis 9 Theile 80—95procentiger Alkohol + 1 Theil concentr. Gallëin) übertragen.

Obwohl hierin die Tinction schneller erfolgt als bei β), so ist es doch gut, die Flüssigkeit mehrere (bis 24) Stunden einwirken zu lassen.

Rücksichtlich eines späteren Zusatzes von Gallëin, der eventuellen Erneuerung desselben und des Auswaschens nach erfolgter Färbung gilt das sub β) Gesagte und ist demselben nichts beizufügen.

Dieses Reagens scheint bei manchen Algen in die Membranen schwerer einzudringen als Echtgrün.

Die erzielte Tinction ist je nach Umständen graublau bis stahlblau.

Wenn sie gelungen ist, tritt Zellwandung und Gallerte, welche sich hier stärker mitfärbt, deutlicher als bei Methode β) hervor.

War überfärbt, so wird mit Salzsäurealkohol differenzirt.

Da die Entfärbung sehr rasch vor sich geht, darf höchstens 0,25 % verwendet werden. In demselben geht die ursprüngliche Farbe in Gelbbraun über. Ebenso färbt sich der Alkohol.

Nach vollzogener Differenzirung wird mit neutralem Alkohol gewaschen, wobei wieder die ursprüngliche Farbe, natürlich gemildert, zum Vorschein kommt. Uebrigens ist auch hier Magdalaroth zur Reaction auf noch vorhandene Säurespuren zu empfehlen.

Bei kleinen, im Magma vertheilten Algen, wo dieses in seiner Gesammtheit tingirt bezw. überfärbt wird, darf der Säurezusatz nur sehr gering sein, weil das Setzenlassen so kleiner, aufgewirbelter Theilchen stets längere Zeit erfordert und sie bei stärkerem Säuregehalt zu sehr oder ganz entfärbt werden würden[2]).

1) Bezogen von Dr. Georg Grübler in Leipzig.

2) Eventuell können, wenn das Setzenlassen unthunlich ist, zum Decantiren kleine Siebchen verwendet werden. Solche stellt man sich leicht aus feinsten Müllergaze- oder Leinwandfleckchen her, mit welchen eine Oeffnung eines beiderseits offenen, an den Rändern aufgebogenen oder mit einem Wulste versehenen Glascylinders zugebunden wird. Sobald der Säurealkohol abgelassen und durch

Im Allgemeinen zeigt Spirogyra bei guter Tinction dasselbe, wie nach Methode α) und β), doch zeichnet sich, wie bereits bemerkt, Zellhaut und Gallerte deutlicher ab als bei diesen.

Abgesehen von einer Doppelfärbung, kann nun sofort zur Einschlussmanipulation geschritten werden.

Auch die Gallëinfärbung ist dauerhaft und erlaubt Einschluss in Harze und Glyceringelatine.

Sie ist dort anzuwenden, wo es sich neben allen übrigen Vortheilen der Eisenfärbung um eine besonders scharfe Abgrenzung und Sichtbarmachung der Zell- und Gallertgrenzen bezw. deren Strukturen handelt.

Sowohl die Färbung α) als auch β) und γ) gestatten Doppeltinctionen bezw. Mehrfachfärbungen, und wurden erst durch sie die besten und schönsten Resultate erzielt.

Wie schon früher angedeutet wurde, ist es vorzüglich das Magdalaroth, welches, mit ihnen combinirt, besonders differente und dauerhafte Bilder giebt.

δ) Eisenfärbung nach Methode α), β) oder γ), combinirt mit Magdalarothnachfärbung.

Lösung: Als solche ist das bereits sub a) angeführte alkoholische Magdalaroth zu verwenden.

Anwendung: Nach Durchführung einer der Eisenfärbungen und gutem Auswaschen mit 95procentigem Alkohol können zwei Wege eingeschlagen werden.

Entweder combinirt man das Einschlussverfahren mit der Nachfärbung und das dürfte wohl vielfach angezeigt sein, oder man färbt bereits vor diesem mit Magdalaroth.

Im ersten Falle wird dem verdünnten (meist 10procentigen) Terpentin etwas alkoholisches Magdalaroth zugesetzt. Fügt man

1. nur eine für die Färbung ausreichende Spur bei, so sind prächtige Resultate ohne nachträglich nöthige Differenzirung zu erreichen. Diese Methode ist der Ueberfärbung vorzuziehen. Eine genaue Angabe des Wieviel ist unmöglich, weil für das richtige Treffen Art und Menge des zu verarbeitenden Materiales massgebend

---

neutralen Alkohol ganz ausgewaschen ist, wird das Fleckchen, an dem sich die Objecte aufgesammelt haben, unter Schwenken und Schütteln im Alkohol abgespült.

Da kann noch eine dritte Anilinfarbe in Combination treten, welche die Zellgrenzen sichtbarer macht. Hierzu könnte das wasserlösliche Indulin[1]) gewählt werden. Es würde sohin für allerdings vereinzelte Fälle noch

ε) die Echtgrün- + Indulin- + Magdalarothfärbung

in Betracht kommen.

Lösung und Anwendung: Das mit Echtgrün different gefärbte Material wird in eine hinreichende Menge 80—85procentigen Alkohols, dem einige Tropfen einer concentrirten Indulinlösung (in 70procentigem Alkohol) zugesetzt werden, gebracht. Dieses verdünnte Indulin ist von blaugrauer Farbe und hat jedesmal zum Gebrauche frisch zubereitet und filtrirt zu werden.

Nach wenigen Minuten des Schüttelns oder Hin- und Herbewegens haben sich die Zellwände meist genügend graublau gefärbt. (Auch Zellinhalt, Chromatophor und Pyrenoïd grenzen sich schon oft nach so kurzer Einwirkung schärfer ab, bei längerer färben sie sich intensiver mit.)

Die Indulintinction darf nur schwach sein. Ist sie vollendet, so wird mit der Magdalarothfärbung, so wie sub δ) beschrieben worden ist, vorgegangen.

Auch hier kann ohne Schädigung des Indulins eventuell das Roth durch Sonnenlicht differenzirt werden.

Diese Färbung giebt bei einzelnen Spirogyren, Pediastrum gute Bilder. Nichtsdestoweniger ist sie ein Auskunftsmittel, dessen man bei einiger Uebung in den vorerwähnten Methoden und bei sorgfältig regulirter Eisenfärbung nicht bedarf.

Damit wäre der Kreis der zur Anwendung gelangten Farbstoffe bezw. Imprägnationsmittel in alkoholischen Lösungen erschöpft.

Was ferner

die wässerigen Farbstofflösungen

betrifft, so hätten solche, da sie selten den Eisen- und Eisenanilinfärbungen annähernd gleichwerthige Tinctionen liefern, nur dort Anwendung zu finden, wo durch sie specielle Reactionen hervorgerufen werden, oder andere Umstände ihren Gebrauch indiciren.

---

1) Bezogen von Dr. Georg Grübler in Leipzig. Die blauen Marken des Nigrosin führen den Namen Indulin.

Genauere Angaben und Aufzählungen der hierher gehörigen Carmin-, Hämatoxylin- etc. -Lösungen finden sich in den Lehrbüchern für botanische Mikroskopie.

Als Anhang zu diesen (mit Ausschluss des Alkohols durchführbaren) Tinctionen möge von mir lediglich eine dauerhafte, hie und da instructive Bilder gebende Imprägnationsmethode[1]) mit:

aa) Goldchlorid und Pyrogallussäure

erwähnt werden.

Lösungen und Anwendung: Das fixirte, gut mit Wasser ausgelaugte Algenmaterial kommt auf ein bis mehrere Stunden in 1—3 Theile 1procentige wässerige Chlorgoldlösung + 1 Theil concentrirte, wässerige Lösung essigwolframsaures Natron + 2—4 Theile destillirtes Wasser.

Ist dasselbe genügend von dieser Mischung durchtränkt, so wird es durch Ausschwenken in Wasser rasch abgespült und in 1 Theil concentrirte, wässerige Pyrogallussäure + 9 Theile destillirtes Wasser gebracht. Wird die Mischung braun, so ist sie zu wechseln. In ihr bleiben die Objecte mindestens 20 Minuten bezw. so lange, bis man sicher ist, dass sie alles Gold reducirt hat.

Hierauf folgt gründliches, Stunden lang dauerndes Waschen mit Wasser, und kann beliebig eingeschlossen werden.

Sehr oft wird nach der obigen Procedur das Object noch nicht genügend gefärbt sein. Ist das der Fall, so bringt man es gut ausgewaschen abermals in die frühere, aber mit mindestens einem Drittel ihres Volums durch destillirtes Wasser verdünnte Chlorgoldlösung zurück, wo langsam eine weitere Reduction wahrscheinlich durch die besonders vom Proteïn zurückgehaltenen oder mit demselben verbundenen Pyrogullussäurespuren stattfindet. Hierbei ist eine sorgfältige Ueberwachung des Vorganges nöthig, um Ueberfärbung und Niederschläge, welche sich nur zu leicht bilden, rechtzeitig zu verhindern.

Während der Imprägnirung mit Goldchlorid ist das Tageslicht auszuschliessen.

Wenn nicht nach Beendigung der Tinction gut ausgewässert wird, dunkeln die Präparate bis zur Unbrauchbarkeit nach. Dieses Umstandes wegen empfiehlt es sich, lieber schwächer zu färben.

---

1) Bei Batrachospermum, Tetraspora.

Der zum Chlorgold gemachte Zusatz von essigwolframsaurem Natron bezweckt weiter nichts, als den Ton der Färbung dunkler zu gestalten.

Bei den wenigen versuchsweise so tingirten Algen wurden durch denselben keine plasmatischen Veränderungen verursacht.

Auch diese Imprägnationsmethode ist bei den hier allein in's Auge gefassten Süsswasseralgen ein Mittel, welches durch gute Eisen- oder Eisenanilinfärbungen stets ersetzt werden kann.

Schliesslich sei bemerkt, dass Echtgrünpräparate eine Nachfärbung mit den wässerigen Farbstoffen, besonders mit den verschiedenen Carminen gestatten.

IV. Einschluss.

Als Einschlussmittel wurden hauptsächlich venetianischer Terpentin, Styrax und Glyceringelatine, dann versuchsweise und für specielle Zwecke Damarlack, Canadabalsam, Glycerin und Kali aceticum verwendet.

1. Venetianischer Terpentin.

Was den venetianischen Terpentin als Einschlussharz für botanische Zwecke überhaupt betrifft, so verweise ich auf meine in der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie (Band VIII, 1891, pag. 29—33) veröffentlichten „Mittheilungen über die Anwendbarkeit des venetianischen Terpentins bei botanischen Dauerpräparaten". Dort sind per longum et latum die Methoden auseinandergesetzt worden, durch welche resistente und zartwandige Objecte in denselben eingeschlossen werden können.

Bevor in die Methode dieser Einschlussart eingegangen wird, möge nochmals aus dem früher Gesagten kurz resumirt werden, dass die Magdalarothfärbung meist zugleich mit dieser Manipulation zu combiniren sein wird.

Ebenso muss weiter auch darauf hingewiesen werden, dass in allen Fällen, wo Magdalarothtinction und venetianischer Terpentin in's Spiel kommt, mag die erstere mit dem Einschlussverfahren combinirt werden oder nicht, bei allen diesfälligen Manipulationen

übermässig grelle Beleuchtung und besonders directes Sonnenlicht auszuschliessen wäre.

Ein directes Uebertragen von Algen in concentrirten venetianischen Terpentin[1]) darf, wenn Schrumpfungen vermieden werden sollen, nur in seltensten Fällen stattfinden, und wird fast stets die Durchführung der in meiner vorerwähnten Arbeit publicirten Methode a) nöthig sein.

Die eventuell schon mit Eisen etc. gefärbten, in starkem Alkohol liegenden Objecte kommen nach dieser in eine Lösung von 100 Theilen 95procentigen bis absoluten Alkohol und 10 Theilen venetianischen Terpentin. Schrumpfungen werden durch sie nicht erzeugt. Hierauf wird in einer luftdicht geschlossenen Glasdose mit Chlorcalcium (geschmolzen und wasserfrei) die langsame Concentrirung des verdünnten Terpentins durch Entfernung des Alkohols und des eventuell ihm beigemischten Wassers vorgenommen.

Es ist dabei nicht rathsam, das Object mit der Lösung in ein Uhrschälchen bezw. in ein Gläschen mit sehr niedrigen Wänden zu bringen, weil dadurch in hohem Grade die unangenehme Eigenschaft des stark mit Alkohol verdünnten Terpentins, sich theilweise an den inneren Wänden hinanzuziehen und an den äusseren schliesslich herabzufliessen, begünstigt wird. Abgesehen davon, dass nun oft nicht die für das Object nöthige Flüssigkeitsmenge zurückbleibt, kann unter Umständen auch eine Verunreinigung des Terpentins durch die in der Dose befindlichen Chlorcalciumstückchen, welche durch die Alkoholaufnahme zerfliessen, stattfinden und dadurch das Object gefährdet werden.

---

1) Venetianischer Terpentin wurde von Dr. Fickert und Dr. Vosseler als Einschlussmittel empfohlen.

Selbstverständlich muss der Rohbalsam von bester Qualität sein. Vosseler mischt denselben zu gleichen Theilen mit 96procentigem säurefreiem Alkohol recht innig in einem hohen, engen Glase und bedeckt dieses zum Schutze gegen Staub mit Papier. Bei ruhigem Stehen setzen sich in 3—4 Wochen die stets vorhandenen Unreinigkeiten zu Boden. Wärme beschleunigt den Vorgang. Zugleich verdunstet soviel Alkohol, dass die klare, hellgelbe, seltener grünliche Mischung gewöhnlich sofort verwendet werden kann. Eventuell lässt man noch länger stehen oder dickt im Wasserbade bis zu der Consistenz ein, welche Terpentin- oder Xylolcanadabalsam zu haben pflegt. (Dr. J. Vosseler, Venetianisches Terpentin als Einschlussmittel für Dauerpräparate. Zeitschrift für wiss. Mikroskopie, Bd. VI [Jahrgang 1889], p. 292 f.)

Um diesen Nachtheilen sicher zu begegnen und eine reinliche Manipulation zu ermöglichen, verwende ich Gläschen von 2 cm Höhe bei 1,5 cm Durchmesser bis solche von 2,5 cm Höhe bei 2 cm Durchmesser. Vor ihrem jeweiligen Gebrauche überziehe ich den gut gereinigten Rand derselben in einer Breite von 2—3 mm mit Paraffin. Diese Schichte lässt sich auf demselben überaus leicht durch entsprechend tiefes Eintauchen in geschmolzenes Paraffin und Erstarrenlassen des anhaftenden herstellen.

Wie neuerliche Erfahrungen hinsichtlich dieser Umrandung dargethan haben, ist der beim Eintauchen an der inneren Wandung entstehende Ring mit dem Messer (was ohne Mühe geht) wegzunehmen und nur der äussere zu belassen, weil sich der erstere bei längerer Terpentineinwirkung loslösen, zerbröckelt hinabsinken und zu allerdings geringem Theile im Harze lösen würde, was, wenn die Alge durch Alkohol von dem letzteren aus irgend einem Grunde befreit werden soll, insofern unangenehm ist, als schliesslich das Paraffin wieder ausgeschieden wird und das Material verunreinigt. Im Uebrigen scheint jedoch das in Lösung übergegangene Paraffin für die Schönheit und Haltbarkeit der Präparate gegenstandslos zu sein.

Die so justirten Gläschen werden sodann mit der vorerwähnten Terpentinlösung und dem Objecte beschickt und einzeln oder zu mehreren in eine ihrer Grösse entsprechende, luftdicht schliessende Glasdose gestellt, in welcher sich ausserdem eine mit Chlorcalciumstücken gefüllte Glas- oder Porzellanschale befindet.

Die Grösse der gewöhnlich verwendeten Glasdosen wechselt zwischen 8—10 cm Durchmesser bei 3,5—4 cm Höhe, die Grösse der Chlorcalciumschaalen zwischen 4,5—5 cm Durchmesser bei 2 bis 2,5 cm Höhe.

Nach mehreren Tagen — je nach der verwendeten Flüssigkeitsmenge — hat sich der Alkohol und das etwa vorhandene Wasser mit dem Chlorcalcium verbunden. Es befindet sich nunmehr in den Gläschen das ganz vom concentrirten Terpentin durchtränkte und umgebene Object, welches keinerlei Schrumpfungen erlitten hat.

Die Concentrirung ist nicht zu weit zu treiben, weil sonst die Objecte beim Herausheben leicht zerbröckeln. Schonende Wiederverdünnung kann im Nothfalle dadurch herbeigeführt werden, dass man das Gläschen in eine gut schliessende Dose bringt, deren Boden

starker Alkohol bedeckt. Nach wenigen Stunden hat der Terpentin genügend Alkoholdämpfe aufgesogen und sich verdünnt.

Hierauf wird die Alge in einen auf dem Objectträger befindlichen concentrirten Terpentintropfen übertragen, eingeschlossen, eventuell im Sonnenlichte differenzirt und zum Trocknen auf einige Tage bei Seite gelegt, worauf die Umrahmung des Präparates stattfindet.

Es empfiehlt sich, derartiges Terpentinmaterial in wenigen Wochen aufzuarbeiten, weil aus noch nicht ganz sicher gestellten Ursachen bei längerem Liegenlassen nicht allein ein Zurückgehen der Magdalarothtinction, sondern auch der Eisenfärbungen — allerdings nur in äusserst vereinzelten Fällen — bemerkt werden konnte.

War das Material nicht rein, sondern beispielsweise mit Desmidiaceen[1]) etc. vermengtes Magma, so wird, wenn man nicht Alles auflegen will, ein Tröpfchen des bereits mit concentrirtem Terpentin durchtränkten Magmas eventuell unter Zusatz eines gleichconcentrirten Terpentintropfens auf einem Objectträger recht flach ausgebreitet, und müssen die zu conservirenden Species unter dem Präparirmikroskope[2]) mit einer feinspitzigen Nadel ausgesucht, übertragen und erst dann eingeschlossen werden.

---

1) Das von Dr. Overton zur Fixirung und Tinction mikroskopisch kleiner Objecte (Mikrotechnische Mittheilungen, Zeitschrift für wiss. Mikroskopie 1890, Bd. VII, p. 9) angegebene Verfahren ist wohl nur dort anzuwenden, wo es sich wirklich um geringste Mengen handelt.

Im entgegengesetzten Falle, sowie dort, wo, wie ja meist, kleine Pflänzchen nur vereinzelt unter verschiedenen organischen und anorganischen Bestandtheilen vorkommen, ist Fixirung, Aufbewahrung und Tinction des ganzen Magmas zu empfehlen.

Im Verlaufe der Färbung muss man sich zeitweise durch Stichproben überzeugen, ob, da sich die einzelnen Bestandtheile des Gemenges nicht gleich stark färben bezw. differenziren, die betreffenden Objecte bereits genügend gefärbt bezw. differenzirt sind. Dann werden sie langsam in concentrirten Terpentin gebracht, mit diesem Einschlussverfahren eventuell die Magdalarothnachfärbung verbunden und dabei so vorgegangen, als ob es eine von fremden Theilen reine Algenaufsammlung wäre.

2) Das allgemein bekannte, für alle Mikroskopverfertiger typisch gewordene grosse Präparirmikroskop von Zeiss (mit drei achromatischen Linsen und Concavocular) erweist sich hier, so vortrefflich scharfe Bilder es auch giebt, nicht als zweckdienlich, weil das durch das Ocular bedingte, äusserst beschränkte Gesichtsfeld sehr hinderlich wird.

Besondere Schwierigkeiten bietet dieses Herausheben nicht und könnte fast behauptet werden, dass derart behandeltes Material ein relativ leichtes Sondern ermöglicht.

Weiteres bedingt seine geringe Tubuslänge für den Arbeitenden ein starkes Vorbeugen des Kopfes, ein Umstand, der bei längerer Arbeitsdauer Vielen in Folge der dadurch eintretenden Muskelermüdung unbequem wird.

Schliesslich ist Mund und Nase dem Objecttische zu nahe und findet, wenn man nicht Schutzvorrichtungen anbringt, gerade an unbequemster Stelle Condensation des ausgeathmeten Wasserdampfes statt. Selbst bei vorsichtigem Ausathmen trübt sich besonders im Winter die Frontlinse oder sogar der Terpentintropfen und zwar meist dann, wenn man endlich ein lang gesuchtes Object findet und herausheben will.

Von dem k. k. Primararzt, Herrn Dr. J. Lütkemüller in Wien wurde ich auf seine, durch das Wiener optische Institut L. Merker (VIII. Buchfeldgasse 19) ausgeführte Ergänzung des Präparirmikroskopes aufmerksam gemacht, welche sich bestens bewährte.

Sie lässt sich an allen nach Zeiss construirten Präparirmikroskopen ohne Weiteres so anbringen, dass dieselben sowohl in alter, als nach Auswechselung einiger Theile in neuer Weise benützt werden können.

Sie besteht, was den mechanischen Theil betrifft, darin, dass der Lupenarm ab- und an Stelle desselben ein neuer, mit Hülse und gewöhnlichem Tubus ausgestatteter, welcher mit Hartnack-Gewinde versehen ist, angeschraubt bezw. mit einer Flügelschraube festgeklemmt, sowie dass der in der Regel aus einer Glasplatte bestehende Objecttisch durch einen aus Hartgummi hergestellten und mit Scheibenblendung versehenen ersetzt werden kann.

Den optischen Theil dagegen bilden die dem Mikroskope ursprünglich beigegebenen drei in Combination zu gebrauchenden Objectivlinsen und das, wie ich glaube, von Plössl zuerst bei seinem Dissectionsmikroskope verwendete, bildumkehrende Ocular, welches conform dem beim terrestrischen Fernrohr in Verwendung stehenden gebaut ist. Dasselbe besitzt grosse Länge und lässt sich im Tubus federnd verschieben. Man kann dadurch die Vergrösserung innerhalb sehr weiter Grenzen (ungefähr 30 lin. bis 250 lin.) abstufen.

Mit den Vortheilen einer eventuell stärkeren Vergrösserung ist ein bedeutender Focalabstand, und zwar ein grösserer als er durch das Concavocular erhalten wird, verbunden.

Was die Schärfe der Bilder betrifft, so steht sie bei Verwendung dieses Oculars entschieden zurück, ist jedoch für die vorliegenden Zwecke mehr als ausreichend. Als störend könnte noch die übermässige Höhe des Instrumentes bei voll ausgezogenem Oculare beanstandet werden, sie ist jedoch in Wirklichkeit von geringer Bedeutung, weil die stärkstmöglichen Vergrösserungen wohl zum sicheren Erkennen der Species, nicht aber zum Aussuchen nöthig sein werden. Für das letztere genügen stets die bei ganz eingeschobenem Oculare mit den Combinationen der Objectivlinsen erzielten Vergrösserungen.

Ist die Oberfläche des Tropfens, in dem sich die auszusuchenden Objecte befinden, durch Alkoholverdunstung nach einiger Zeit zähe geworden, so setzt man sie bei gewöhnlicher Zimmertemperatur in einer Glasdose (mindestens 10 Minuten lang) Alkoholdämpfen aus oder vermischt etwa mit einem Tropfen verdünnten Terpentins.

Im fertigen Präparate miteingeschlossene Luftblasen werden, wenn sie nicht zu umfangreich waren, in kürzester Zeit gänzlich aufgesogen.

Dass bei diesen Manipulationen[1]) noch eine Reihe von Vortheilen Platz greifen muss, ist selbstverständlich; sie entziehen sich jedoch meist der Beschreibung. Jeder wird sie schon nach kurzer Uebung finden und nach individuellem Ermessen modificiren.

Abgesehen von der besonderen Klarheit und Schönheit der durch Terpentineinschluss erzielten Bilder, halten sich darin die Objecte, soweit durch circa vier Jahre gesammelte Erfahrungen massgebend sein können, vortrefflich, und ist meistentheils dieser Einschluss bestens zu empfehlen.

Nicht angewendet kann er bei stark verkorkten und cutinisirten Membranen (so bei vollständig reifen Zygosporen) werden, weil sie fast undurchlässig für harzige Medien sind und daher vielfach collabiren.

Weniger gut brauchbar ist derselbe ferner für Habitusbilder bei solchen Algen, welche Gallerthüllen oder gallert- und knorpelartige Membranen besitzen. Diese ziehen sich durch die Entwässerung stets zusammen und erscheint oft das Gesammtbild stark verändert.

Für protoplasmatische Studien ist es jedoch auch dann nöthig, die Objecte in starklichtbrechende und aufhellende Medien zu bringen, ungeachtet dieser Veränderungen des äusseren Habitus.

Um das eine mit dem anderen möglichst zu vereinen, wurde in einzelnen Fällen versucht, derartige Objecte mit Glyceringelatine

---

1) Beispielsweise beim Einschluss selbst. Um kleine Körperchen halbwegs inmitten des Deckgläschens einschliessen zu können, darf nur ein kleiner Harztropfen auf den Objectträger kommen. Sind in demselben genügend Exemplare gesammelt, so wird das Deckgläschen am Rande in ungefähr gleichen Abständen auf der dem Objecttropfen zugekehrten Seite mit mindestens drei Tröpfchen des gleichen Einschlussharzes versehen und so aufgelegt, dass derselbe sich in der Mitte des Gläschens und der Tröpfchen befindet. Sobald das unter Vermeidung jeglichen Druckes geschehen ist, wird der Objectträger leicht über einer Spiritusflamme erwärmt. Das Harz verflüssigt und breitet sich sofort gleichmässig unter dem Deckgläschen aus, ohne die Objecte bedeutend zu verschieben.

zu durchtränken, sie hierin unverrückbar im ausgebreiteten Zustande zu fixiren und nach dem Auswaschen des Glycerins durch Alkohol in Harz einzuschliessen. Die Methode selbst wird später besprochen werden.

Einzelne, besonders zarte Algen vertragen nicht den geringsten Druck. Schon die Schwere des Deckgläschens genügt, sie zu beschädigen.

Zur Verhütung solchen Schadens kann auf dem Objectträger ein Schutzring gezogen werden.

Da gewöhnliche Lackringe bei Harzeinschluss wegen ihrer Löslichkeit unzulässig sind, so wäre Glyceringelatine zu wählen und der Objectträger auf dem Drehstuhle mit solchen dünneren oder dickeren zu versehen.

Sobald dieselben erstarrt sind, müssen die Gläschen für einige Stunden in starken Alkohol gestellt werden.

In diesem härtet sich die Gelatine, wird unter Entfernung des Glycerins durchscheinend opalfarb und lässt sich nunmehr trocken oder noch besser in Alkohol zum weiteren Gebrauche aufbewahren.

Vom venetianischen Terpentin wird sie leicht durchdrungen, darin vollkommen durchsichtig und ist im fertigen Präparate fast gar nicht zu bemerken.

2. Styrax (bezw. Styrax + venetianischer Terpentin).

Zuerst werden die Objecte nach den vorstehenden Methoden in concentrirten Terpentin gebracht und sodann direct aus diesem in einem Tropfen der Styraxlösung eingeschlossen, welche sich mit dem Terpentin in jedem Verhältnisse mischt.

Dieses Harz giebt im Allgemeinen weniger gute Bilder als der Terpentin. Nichtsdestoweniger ist es für specielle Zwecke vortrefflich, so besonders für Gallertstructuren, Stärkebildung und Vertheilung, und dort, wo bei starker Färbung starke Aufhellung nöthig scheint.

Ebenso ist es zum Einschlusse der im natürlichen Zustande präparirten Diatomeen schon deshalb brauchbarer, weil darin nicht allein die Chromatophoren, sondern auch die Schalenstructuren scharf und bestimmt hervortreten und so das Allgemeinbild ergänzen.

Es wurde schon beim venetianischen Terpentin darauf hingewiesen, dass und warum sich dieser und andere Harze zum Ein-

schlusse gewisser Membranen öfters als ungeeignet erweisen. Styrax scheint nun in dieselben noch am leichtesten einzudringen und in weniger Fällen Collaps zu verursachen. Soll er zu derartigen Zwecken versucht werden, so darf der verdünnte Terpentin im Chlorcalciumexsiccator nur soweit concentrirt werden, dass gerade noch daraus ein Uebertragen in Styrax ohne Schrumpfung möglich ist.

Nöthigenfalls kann auch Terpentin als Zwischenglied ganz ausfallen, die bereits gefärbte Alge in 60 Theile absoluten Alkohol + 30 Theile reinstes Benzol + 10 Theile Styrax gebracht und diese Lösung über Chlorcalcium concentrirt werden. Eine Verbindung der Magdalarothfärbung mit diesem Verfahren ist unstatthaft.

In Styrax halten sich die Eisenfärbungen [besonders β) und γ)], sowie Anilinblau und Magdalaroth vortrefflich. Eine Differenzirung durch Sonnenlicht bei Uebertinction mit Magdalaroth ist bei seiner Anwendung ganz unmöglich oder nur in ungenügender Weise zu erreichen.

Wenn Terpentin als Zwischenglied verwendet wird, ist es nicht immer nöthig, denselben ganz durch Styrax zu verdrängen; die Zumischung des letzteren wird, wenn er nicht sehr im Ueberschuss war, regelmässig genügen, um den nöthigen höheren Berechnungsindex zu erzielen.

3. Glyceringelatine[1]).

Glyceringelatine fand in denjenigen Fällen Anwendung, wo aus schon angeführten Gründen Harzeinschluss kein brauchbares Habitusbild ergab und daher unthunlich war.

Die Art und Weise ihres Gebrauches ist aus jedem Lehrbuche für botanische Mikroskopie zu ersehen. Zu bemerken wäre nur, dass nach alkoholischer Eisenfärbung die Algen vor dem Einschlusse in 1 Theil Wasser + 2 Theile Glycerin (säurefrei) gelegt werden müssen. Daraus sind sie in den flüssig gehaltenen Gelatinetropfen direct oder, wenn dadurch Schrumpfungen entstehen sollten, erst nach Concentrirung des Glycerins zu übertragen. Die mit dicken,

---

1) Glyceringelatine nach Kaiser. Statt derselben kann auch nach dem Vorschlage von Dr. Behrens (Leitfaden der botanischen Mikroskopie, Braunschweig 1890, p. 174) Glycerin-Hausenblasenlösung genommen werden. Sie soll stets farblos bleiben. Glyceringelatine wird nach Jahren gelblich.

consistenten Gallerthüllen versehenen werden sehr oft directes Uebertragen ohne Collaps aushalten.

Sollte es nicht der Fall sein, so kann man sie versuchsweise in 10—20procentige Glyceringelatinelösung bringen und diese langsam in dem bis zu ihrem Flüssigbleiben warm gehaltenen Schwefelsäure- event. Chlorcalcium-Exsiccator concentriren.

Von den (sub III) angeführten Tinctionen sind darin die Eisenfärbungen β) und γ) haltbar. Die erstere kann nöthigenfalls mit Carminfärbungen combinirt werden.

Anilinfarben sind hierbei selten mit Vortheil anzuwenden, doch gab Magdalaroth in alkoholischer oder wässeriger Lösung für längere Zeit haltbare Tinctionen.

Scheint es nöthig, Algen, welche keinen Harzeinschluss vertragen, schön ausgebreitet in ein solches Medium zu bringen, so kann das nachfolgende, allerdings umständliche Verfahren:

4. Gelatineeinschluss, combinirt mit harzigen Medien

Platz greifen.

Zu diesem Ende wird ein Objectträger reichlich mit der käuflichen, dicken Celloidin- oder Collodium (duplex)-Lösung übergossen und diese Schichte vollkommen eintrocknen gelassen.

Auf dieses trockene, fest anhaftende Häutchen bringt man einen Tropfen flüssiger Glyceringelatine, sorgt durch längeres Warmhalten dafür, dass dieselbe das Object gut durchdringt und schliesst ein. Nach dem Erstarren der Gelatine entfernt man sorgfältig jeden über den Deckglasrand getretenen Ueberschuss.

Sodann ist das Häutchen rings um das Deckglas mit Nadel oder Messer zu durchschneiden und der Objectträger in starken Alkohol (70—90procentigen) zu stellen. In diesem hat er mindestens einige Stunden und zwar so lange zu verbleiben, bis die Gelatine gehärtet ist, und sich das Deckgläschen mit Allem, was daran haftet, von selbst oder unter Zuhilfenahme einer feinen, vom Rande aus untergeschobenen Nadelspitze abheben lässt.

In der Deckglasschicht liegt nunmehr das Object unverrückbar gut ausgebreitet und wird bei den weiteren Manipulationen kaum Schrumpfungen erleiden.

Bevor jedoch zu diesen geschritten werden kann, ist es an
zeigt, das der Gelatine anhaftende Celloidin- bezw. Collodiumhä
chen dadurch zu entfernen, dass das Deckgläschen für kurze
in 1 Theil absoluten Alkohol + 1 Theil Aether gelegt wird.
die Haut gelöst, so entwässert man in Alkohol von 95procentig
ab und schliesst direct in venetianischen Terpentin bezw. nach die
in ein anderes Harz ein. Damit ist das Präparat bis auf die U
rahmung fertig.

Sollte, was vereinzelt vorkommt, durch directes Uebertra
in Terpentin Collaps entstehen, so wird das Deckglas in die
wöhnliche, 10—30procentig verdünnte Lösung desselben gelegt
diese im Chlorcalciumexsiccator langsam concentrirt.

Eine Anilinnachfärbung ist hierbei unmöglich.

Gute Resultate wird man nur mit Echtgrün, Echtgrün + irg
einer Carminfärbung etc. und mit Gallëin erzielen.

5. Damarlack und Canadabalsam[1]).

Die mit diesen Harzen erhaltenen Bilder zeigen nie die Pr
nanz und Schönheit der Präparate im venetianischen Terpentin.
sollen daher hier mehr der Vollständigkeit halber, als aus ande
Gründen Erwähnung finden.

Ihr Gebrauch würde besonders auf jene Fälle zu beschränk
sein, in welchen wegen specieller Reactionszwecke ausser den
dieser Arbeit empfohlenen Anilinfarben noch solche benützt würd
die sich etwa wie Säurefuchsin in venetianischem Terpentin schle
halten.

Wie bei Styrax könnte dabei venetianischer Terpentin mit E
folg als Zwischenglied an Stelle der ätherischen Oele verwen
werden.

Ebenso mögen nur in Kürze

6. verdünntes Glycerin und Kali aceticum

als Einschlussmittel für diejenigen wenigen Fälle erwähnt werd
wo es sich um Objecte handelt, die unter Umständen ein Mediu
von geringerem Brechungsindex erfordern oder weder Harzeinschl
noch den Einschluss in Glyceringelatine vertragen sollten.

1) In Terpentin oder Xylol gelöst.

Die zur Anwendung gelangten Glyceringemische wichen in ihrer Zusammensetzung von den in den verschiedenen Lehr- und Handbüchern enthaltenen Angaben nicht ab.

Die concentrirte wässerige Lösung des Kali aceticum ist mit dem gleichen Volum destillirten Wassers zu verdünnen und erst so zu gebrauchen.

Dieselbe ist zeitweise zu filtriren und sind ihr Kampher- oder Naphtalinsplitterchen zuzusetzen.

Für Glycerineinschluss eignet sich hauptsächlich Echtgrünfärbung, event. mit Carmintinctionen combinirt, für Kali aceticum: Echtgrün, Echtgrün + Magdalaroth, Magdalaroth.

Die Art des Einschliessens ist die gewöhnliche.

V. Umrahmung der fertigen Präparate.

Eine Umrahmung derselben ist, wenn in venetianischem Terpentin, Damarlack (beide trocknen äusserst langsam), Canadabalsam, Styrax und Glyceringelatine eingeschlossen wurde, nicht unbedingt nöthig, aber besonders in den zwei ersten Fällen wünschenswerth.

In meiner mehr erwähnten Arbeit hatte ich vorgeschlagen, die fertigen Terpentinpräparate mit Canadabalsam zu umranden.

Da jedoch auch diese Umrahmung langsam trocknet, direct verwendeter, gefärbter Schellackfirniss oder Maskenlack dagegen allzu leicht zwischen das Deckglas dringt und die Präparate verunstaltet, so verwende ich nunmehr seit zwei Jahren ausschliesslich sogenannten Witt'schen Cement[1]), dessen genauere Zusammensetzung (jedenfalls eine Schellack-Composition) mir unbekannt ist.

Die damit hergestellten Ringe trocknen über Nacht soweit, dass ein Verschieben des Deckgläschens nicht mehr zu befürchten ist.

In der Regel sollen die Terpentinpräparate, bevor sie den Cementschutzring erhalten, einige Tage ruhig liegen bleiben und trocknen.

Der Cement hat eine bernsteingelbe Farbe, kann eventuell mit Alkohol verdünnt werden und ist getrocknet im Immersionsöle (Cedernholzöl) unlöslich.

1) Bezogen von Rud. Siebert in Wien.

Weil im Innern der Schutzringe beim Trocknen an der Luft in grosser Zahl Bläschen entstehen, so würden sie den Präparaten kein schönes Aussehen geben. Zur Verschönerung wäre daher noch eine Schichte schwarzen Schellackfirnisses oder Maskenlackes aufzutragen. Das darf natürlich erst dann geschehen, wenn der erste Ring übertrocknet ist.

Selbstverständlich eignet sich diese Umrahmung auch ebensogut für Präparate in Damarlack, Canadabalsam, Styrax und Glycerin-Gelatine.

Wurde in verdünntem Glycerin oder in Kali aceticum eingeschlossen, so ist ein vollkommener Lackabschluss ein unumgängliches Erforderniss. Meines Erachtens eignet sich hierzu am Besten Asphaltlack. Wie ein solcher Verschluss sicher herzustellen ist, dürfte genugsam bekannt sein.

B. Besonderer Theil.

Die nachstehende Auswahl der im Einzelfalle angewendeten Methoden schliesst die Tauglichkeit anderer keineswegs aus; sie verfolgt lediglich den Zweck, dem Praktiker Anhaltspunkte zu bieten und unter Hinweis auf bereits Erprobtes zeitraubende Versuche zu ersparen. Es sei dies deshalb betont, um Missdeutungen vorzubeugen.

Ebenso ist nachdrücklichst zu erwähnen, dass in Folge der zahllosen Versuchsreihen und bei der Schwierigkeit der Beschaffung guten Materials nur die Möglichkeit geboten war, eine relativ kleine Zahl von Algen zu bearbeiten. Allgemeine Schlüsse aus diesen „Stichproben" zu ziehen, wäre daher verfrüht.

Um die Darstellung möglichst übersichtlich zu gestalten, ist unter Zugrundelegung des von de Toni in Sylloge Algarum (Chlorophyceae) bezw. von Hansgirg im „Prodromus der Algenflora Böhmens" (Rhodophyceae, Phaeophyceae) und von Kirchner in den „Algen" Kryptogamenflora von Schlesien (Diatomaceae) befolgten Systems die tabellarische Form gewählt worden.

In diesen Tabellen wird sodann noch je an Ort und Stelle auf Verschiedenes hingewiesen werden, was im allgemeinen Theile keine oder nur ungenügende Beachtung fand, weil es aus irgend einem Grunde in den Rahmen desselben nicht zu passen schien.

I. Rhodophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
I. Floridéae. 1. **Batrachospermaceae.** *Batrachospermum Roth.*	a) mit Chromessigsäure: Sie löst vollständig die Schleimhülle, darf jedoch nur wenige (2—3) Stunden einwirken, weil sonst allzustarker Zerfall besonders der feineren Zweigchen eintritt; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung): gleichfalls brauchbar, doch wird durch sie der Schleim nur ungenügend entfernt.	a) in 10proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol: In diesem verkrümmen sich die Wirtel. Die Verkrümmung gleicht sich in Wasser wieder aus.	a) mit Goldchlorid: Das Bild wird hübsch. Die Präparate dunkeln meist späterhin nach und verlieren an Klarheit und Ansehen; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün: Man überfärbt und zieht mit Säurealkohol aus. Distinct, haltbar. Sehr zu empfehlen; c) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: für Terpentin- oder Styrax-Einschluss geeignet; d) mit Eisenchlorid-Galleïn: ebenso gut wie Färbung b). Auch hier ist Ueberfärbung und vorsichtige Differenzirung mit Alkohol, der nur circa 0,25 % Salzsäure enthalten darf, angezeigt. Einige Male zeigten bei dieser Tinction die jüngeren Zellen des Hauptstammes Neigung zum Zerfall.	a) in Glyceringelatine: Nach Beendigung der Färbung überträgt man die Alge in 2 Theile Glycerin + 1 Theil Wasser und schliesst daraus direct in Glyceringelatine ein. Die feinsten Verzweigungen breiten sich prächtig aus und bieten plastische Bilder; b) in venetianischen Terpentin: Verkrümmungen der Wirtel sind dabei nicht zu vermeiden, in Folge dessen leidet das Habitusbild. Zum Studium der Chromatophoren und des übrigen Zellinhaltes ist dieser, sowie eventuell Einschluss c) in Styrax (von welchem übrigens gleichfalls das eben Gesagte gilt) entschieden vorzuziehen; d) in Gelatine, combinirt mit Einschluss b) oder c): Auf diese Weise können die Wirtel schön ausgebreitet in harzige Medien gebracht werden. Allerdings ist diese Methode umständlicher und sind dabei Anilinfarben, wie Magdalaroth, unzulässig.

II. Phaeophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
I. Syngeneticae.				
1. Hydrureae.				
Hydrurus Ag.	a) mit Chromessigsäure; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung): Fixirung a) und b) ziemlich gleichwerthig.	a) in 10 proc. Glyceringemisch: In diesem soll nur kürzere Zeit (einige Wochen lang) aufbewahrt werden, da darin die feineren Zweige zerfallen; b) in starkem Alkohol: In diesem hält sich Hydrurus sehr gut. Durch die Entwässerung tritt wohl starke Zusammenziehung ev. Verkrümmung des gallertigen Thallus ein, welche sich jedoch im Wasser wieder ausgleicht.	a) durch Eisenchlorid-Echtgrün: Man überfärbt und zieht mit Salzsäure-Alkohol so lange aus, bis die Gallerte farblos oder nur schwach grünlich gefärbt erscheint. Distinct, haltbar; b) durch Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Die Magdalaroth-Tinction hat in 50 procentigem Alkohol zu geschehen. Sie ist mit dem Terpentin-Einschlussverfahren nicht zu combiniren; c) Durch Kernschwarz[1]): Die gut ausgewaschene Alge wird in die concentrirte oder höchstens zur Hälfte mit destillirtem Wasser verdünnte Tinctionsflüssigkeit auf ca. 3—4 Stunden gebracht. Dann Auswaschen mit destillirtem Wasser, Ueberführen in Alkohol etc. Für Kernstudien sehr zu empfehlen.	a) in Glycerin-Gelatine: Hierin erzielt man ähnliche Resultate, wie bei Batrachospermum. Das Verfahren ist das gleiche, wie dort. Dieser Einschluss ist auch bei Färbung b) anwendbar und giebt mit ihr schöne, und wie es scheint, für längere Zeit haltbare Bilder; b) in venetianischen Terpentin: Besonders zu empfehlen bei Färbung b) u. c) für Studien des Zellinhaltes. Statt der 10 procentigen kann eine 20—30 procentige Terpentinlösung verwendet und diese eingedickt werden; c) in Styrax: Gleichfalls bei Färbung b) und c) zu den vorstehend angegebenen Zwecken geeignet; d) in Gelatine, combinirt mit Einschluss b) oder c): Nur bei Färbung a) möglich.

1) Bezogen von Dr. Georg Grübler in Leipzig.

III. Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
I. Confervoideae. 1. Oogamae. **a) Coleochaetaceae (Näg.) Pringsh.**				
Coleochaete Bréb.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Gallussäure; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Die Eisenfärbung soll durch Säurealkohol nicht zu stark ausgezogen werden. Die Magdalarothfärbung ist in ca. 80procentigem Alkohol vorzunehmen, weil sich hierin die Pyrenoïde leichter als in höherprocentigem Alkohol färben; c) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth: Gilt das eben Gesagte. Färbung b) giebt die instructivsten Bilder und ist daher den übrigen vorzuziehen.	a) in venetianischen Terpentin: Das Uebertragen kann eventuell in 20—30procentige Terpentinlösung vorgenommen werden. Diese wird dann eingedickt.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
b) Oedogoniaceae (de Bary) Wittr.				
Bulbochaete Ag.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Dem venetianischen Terpentin darf nur wenig Magdalaroth zugesetzt werden, weil sonst sich manchmal die stark mitgefärbten Zellwände selbst bei längerer Einwirkung des Sonnenlichtes schwer entfärben.	a) in venetianischen Terpentin.
Oedogonium Link.	a) mit Chromessigsäure: Bei einigen Species tritt ab und zu geringfügige Plasmolyse bei d. Fixirung ein.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Der Magdalaroth-Zusatz hat aus demselben Grunde, wie bei Bulbochaete, gering zu sein.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Besonders geeignet für das Studium der Amylumvertheilung etc.
2. Isogamae. **a) Ulvaceae (Lam.) Rabenh.**				
Prasiola Ag.	a) mit Chromessigsäure; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung): a) und b) fast gleichwerthig.	a) in starkem Alkohol. Das 10 procentige Glyceringemisch scheint weniger geeignet zu sein.	a) mit Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün; c) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth. Sowie bei Hydrurus ist in 50-procentigem Alkohol gelöstes Magdalaroth anzuwenden und nach der Tinction mit 95 procentigem (neutralem) Alkohol gut auszuwaschen.	a) in venetianischen Terpentin: Statt in eine 10 procentige Terpentinlösung kann gleich in eine 30—40 procentige übertragen und diese concentrirt werden; b) in Styrax; c) in Glyceringelatine: Nur für Färbung b) geeignet.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
3) Ulothrichaceae (Kütz.) Borzi em.				
α) Ulothricheae (Rabenh.) Borzi.				
Hormiscia Fries.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Gallussäure + Magdalaroth: Sind Zoogonidien vorhanden, so darf, wenn die plasmatischen Verhältnisse derselben untersucht werden sollen, diese und die folgende Eisenfärbung nur schwach sein; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Sowohl Färbung a) als b) geben prächtige Bilder.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax.
β) Chaetophoreae (Harv.) Hass.				
Chaetophora Schrank.	a) mit Chromessigsäure: Sie löst bei den Jugendzuständen den die Exemplare umhüllenden Schleim.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; c) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth: Bei allen Eisenfärbungen ist Ueberfärben und Ausziehen mit Säurealkohol nöthig. Bei älteren, mit consistenter Gallerthülle versehenen Exemplaren muss derselbe so lange einwirken, bis die Gallerte fast farblos ist; bei Jugendzuständen ohne Gallerte nur so lange, dass gerade noch die Zellwände schwach tingirt bleiben. Durch die Färbung c) werden die Objecte wohl etwas brüchiger, nichtsdestoweniger ist sie jedoch sehr zu empfehlen.	a) in Glyceringelatine: Nur bei Färbung a) anzuwenden und lediglich für Habitusbilder geeignet. Verfahren wird, wie Batrachospermum; b) in venetianischen Terpentin.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Draparnaldia Bory.	a) mit Chromessigsäure: Der die Büschel umhüllende Schleim wird vollständig gelöst.	a) in 10 proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol: Bei längerer Aufbewahrung empfehlenswerther als a).	a) mit Magdalaroth + Anilinblau: Durch diese Tinction können prächtige und instructive Präparate erhalten werden. Zu betonen ist, dass die Magdalarothfärbung, sowie die Färbung mit Anilinblau am besten in ca. 85-procentigem Alkohol erfolgt; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün; c) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in Glycerin; b) in Kali aceticum: Einschluss a) und b) nur bei Färbung b) am Platze; c) in venetianischen Terpentin; d) in Styrax: Besonders für Färbung a) geeignet; das Farbenbild tritt sehr kräftig hervor.
Stigeoclonium[1]) *Kütz.*	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch; b) bei Anwendung der Glimmerplättchen-Celloidinmethode: In 70 procentigem Alkohol.	a) mit Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Giebt ebenfalls sehr schöne und distincte Bilder. Bei zartwandigen Species darf die Eisenfärbung den Zellwandungen durch den Säurealkohol nicht ganz entzogen werden, damit bei Harzeinschluss die Grenzen gut sichtbar bleiben.	a) in Kali aceticum: Bei Färbung a), und zwar dann anzuwenden, wenn von sehr zarten Species schöne Habitusbilder erhalten werden sollen; b) in venetianischen Terpentin.

1) Um die ersten Entwickelungszustände schön und ohne mechanischen Eingriff (wie etwa durch Abkratzen etc.) zu präpariren, gelangte das nachstehende Verfahren mit Erfolg zur Anwendung:

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Stigeoclonium Kütz.			c) mit Eisenchlorid-Galleïn + Magdalaroth: Hinsichtlich der Zellwandungen gilt das eben Gesagte.	

In Zimmerculturen, wo Stigeoclonium häufig auftritt und besonders oft die dem Lichte zugekehrten Glaswände der Aquarien bedeckt, werden an geeigneter Stelle möglichst dünne Glimmerplättchen (etwa 22 : 33 mm) derart versenkt, dass eine ihrer Seiten enge der Glaswand anliegt und ein Algenansatz nur an der anderen statthaben kann.

Schon in wenigen Tagen bildet sich auf dieser ein grüner Anflug. Ist der gewünschte Entwickelungsgrad vorhanden, so bringt man das ganze Plättchen in die Fixirungsflüssigkeit. Nach dem Fixiren und Auswaschen wird nach einer der im Theile A angeführten Methoden in absoluten Alkohol gebracht. Aus diesem kommt es in eine dünne Celloidinlösung (2 Theile Aether + 2 Theile absoluten Alkohol + 1 Theil käufliche Celloidinlösung). Dieselbe hat $^1/_2$ bis 1 Stunde einzuwirken. Sodann nimmt man das Plättchen heraus, lässt den Ueberschuss abtropfen und hält es so lange in möglichst wagerechter Lage, bis die den Algenbeleg durchdringende bezw. umhüllende Schichte nicht mehr fliesst.

Damit ist der zarte Beleg für weitere Manipulationen unablöslich und unverrückbar fixirt und kann unbegrenzt lange in 70 procentigem Alkohol aufbewahrt werden. Eisenfärbungen, Färbungen mit Magdalaroth können ohne weiters vorgenommen werden. Das Celloidin färbt sich durch letzteres fast gar nicht. Die ersteren färben dasselbe intensiv, doch wird die Tinction durch Säurealkohol vollständig behoben.

Hierauf schneidet man das Plättchen mit einer scharfen Scheere in Stückchen und schliesst dieselben ein.

Was den Einschluss in venetianischen Terpentin betrifft, so werden die Plättchen aus 92—95 procentigem Alkohol direct in einen nicht allzu concentrirten Tropfen des Harzes übertragen. Dasselbe ruft bei den sich zu diesem Verfahren überhaupt eignenden Algen selten Schrumpfungen hervor. Die 10 procentige Terpentinlösung und das Verfahren ihrer langsamen Concentrirung ist nicht anwendbar, weil sich darin das Celloidin löst. Dagegen könnte eine in Chloroform hergestellte 10 procentige Terpentinlösung verwendet und diese im Chlorcalcium-Exsiccator eingedickt werden. Dann darf nur mit Eisen-, nicht aber mit Anilinfarben gefärbt werden.

Ebenso ist directer Einschluss aus 95 procentigem Alkohol in Benzol-Styrax möglich. Auch hier wird das Celloidin sofort gelöst, was jedoch, wenn man schnell und vorsichtig arbeitet und das Object sofort mit dem Deckgläschen bedeckt, von keinem Belang ist.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
γ) *Conferveae (Bonnem.) Lagerheim.*				
Conferva L.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Bei dünnwandigen Species kann Indulin-Nachfärbung versucht oder b) mit Eisenchlorid-Gallein + Magdalaroth neben dem Zellinhalte auch eine deutlichere Färbung der Zellwand vorgenommen werden.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax.
Microspora Thur.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Gallein + Magdalaroth: Im Uebrigen siehe die Bemerkung bei Conferva.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax.
c) Chroolepidaceae (Rabenh.) Borzi.				
Trentepohlia Mart.	a) mit Chromessigsäure: Nach dem Fixiren ist, wenn die Species auf Kalk vegetirte u. Theilchen davon mit abgeschabt wurden, derselbe mit 1—2proc. Salzsäure z. entfernen.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; Dem Terpentin darf nur sehr wenig Magdalaroth zugesetzt werden.	a) in venetianischen Terpentin.
Microthamnion Näg.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Gallussäure; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
d) Cladophoraceae (Hassall) Wittr. char. em. *α) Cladophoreae (Hassall) Wittr.*				
Cladophora Kütz.	a) mit Chromessigsäure; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung) Fixirung a) giebt bessere Resultate als b), bei welcher sich der Zellinhalt bedeutend contrahirt.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Magdalaroth + Anilinblau: Die damit erzielten Bilder sind sehr instructiv und schön. Die Färbung hat durchweg in 80 bis 85 procentigem Alkohol zu geschehen; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Derselbe hebt das Farbenbild hier weniger schön hervor als z. B. bei Draparnaldia.
II. Siphoneae Grev. em. 1. Vaucheriaceae (Gray) Dumort.				
Vaucheria DC.	a) mit Chromessigsäure: Der Wandbeleg retrahirt sich meist. Um dies halbwegs zu vermeiden, ist es nöthig, die Pflänzchen möglichst frisch und unverletzt zu fixiren. Geringer ist die Plasmolyse bei b) Fixirung mit Chromosmiumessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin: Der Zellinhalt wird sehr brüchig und zerfällt bei dem geringsten Anlasse, daher ist jeder Druck zu vermeiden.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
III. Protococcoideae. 1. Volvocaceae (Cohn) Kirchner. **a) Volvoceae Hansg.** *Volvox*[1]) *Ehrb.*	a) mit Osmiumsäure: Sollte damit zu lange behandelt und starke Schwärzung eingetreten sein, so ist sie nach dem Verfahren Dr. Overton's mit Wasserstoffsuperoxyd zu beheben; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung); c) mit Chromessigsäure: Die besten Resultate scheint a) und b) zu	a) in 10 proc. Glyceringemisch: Nur für kürzere Dauer anzurathen. Soll lange aufbewahrt werden, so hat dies b) in starkem Alkohol zu geschehen.	a) mit Eisenchlorid-Gallussäure: Ueberfärben, dann vorsichtige Nachbehandlung mit Säurealkohol; b) mit Eisenchlorid-Gallëin: Verfahren wird, wie vorstehend angegeben. Färbung a) und b) kann mit Magdalaroth combinirt werden. Die erstere dürfte meines Erachtens die bessere sein, weil sie die Gallerte gegen Schrumpfungen etwas widerstandsfähiger zu machen scheint. Von der Färbung durch Eisenchlorid-Echtgrün ist hier deshalb abzusehen, weil, wenn der Zellinhalt schön hervortreten soll, meist durch den Säurealkohol die Gallerte bereits gänzlich entfärbt ist und sodann charakteristische Merkmale im Bilde mangeln.	a) in venetianischen Terpentin: Die 10procentige Lösung desselben muss sehr langsam concentrirt werden. Ist der Alkohol bis zu einem gewissen Grade entzogen, so tritt, soweit meine Versuche reichen, unabänderlich Schrumpfung der Gallerte bezw. ein Collabiren der Volvox-Kugeln ein. Durch einen vom Deckglas ausgeübten, genügend starken Druck ist es in manchen Fällen möglich, den Collaps theilweise wieder auszugleichen. Den richtigen Druck zu finden, ohne dass die Kugeln platzen, hält überaus schwer. Bei allen Manipulationen ist übrigens auch die geringste Verschiebung des Deckgläschens peinlichst zu verhüten, da die Kugeln sich

1) Die Versuche sind nicht abgeschlossen, da mir frisches Material überhaupt nicht, sondern nur von fremder Hand fixirtes zur Verfügung stand, dessen Behandlung sich meiner Controle entzog.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Volvox Ehrb.	geben. Jod und Joddämpfe konnten vorerst noch nicht erprobt werden. Diese sollen wie Osmiumsäure hauptsächlich auch die Cilien schön fixiren.			sofort falten. Was die Cilien betrifft, so konnten dieselben bei Einschluss in Harzen nicht oder nur in Spuren zur Anschauung gebracht werden. b) in Styrax: Schrumpfungen gleichen sich hierin um ein Geringes leichter aus, doch sind die Bilder weniger deutlich und schön.
Pandorina Bory.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth: Die Eisenfärbung darf nur schwach sein.	a) in venetianischen Terpentin.
2. Palmellaceae (Decaisne) Nägeli em.				
a) Coenobiae Falkenb.				
α) *Pediastreae Trevis.*				
Scenedesmus Meyen.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid - Gallëin + Magdalaroth. Statt der Eisenchloridlösung in 95procentigem Alkohol ist bei a) und b) eine solche in 80procentigem anzuwenden. Dasselbe gilt von der Echtgrün- und Gallëinlösung.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Nur für specielle Studien.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
III. Protococcoideae. 1. Volvocaceae (Cohn) Kirchner. **a) Volvoceae Hansg.** *Volvox*[1]) *Ehrb.*	a) mit Osmiumsäure: Sollte damit zu lange behandelt und starke Schwärzung eingetreten sein, so ist sie nach dem Verfahren Dr. Overton's mit Wasserstoffsuperoxyd zu beheben; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung); c) mit Chromessigsäure: Die besten Resultate scheint a) und b) zu	a) in 10proc. Glyceringemisch: Nur für kürzere Dauer anzurathen. Soll lange aufbewahrt werden, so hat dies b) in starkem Alkohol zu geschehen.	a) mit Eisenchlorid-Gallussäure: Ueberfärben, dann vorsichtige Nachbehandlung mit Säurealkohol; b) mit Eisenchlorid-Galläin: Verfahren wird, wie vorstehend angegeben. Färbung a) und b) kann mit Magdalaroth combinirt werden. Die erstere dürfte meines Erachtens die bessere sein, weil sie die Gallerte gegen Schrumpfungen etwas widerstandsfähiger zu machen scheint. Von der Färbung durch Eisenchlorid-Echtgrün ist hier deshalb abzusehen, weil, wenn der Zellinhalt schön hervortreten soll, meist durch den Säurealkohol die Gallerte bereits gänzlich entfärbt ist und sodann charakteristische Merkmale im Bilde mangeln.	a) in venetianischen Terpentin: Die 10procentige Lösung desselben muss sehr langsam concentrirt werden. Ist der Alkohol bis zu einem gewissen Grade entzogen, so tritt, soweit meine Versuche reichen, unabänderlich Schrumpfung der Gallerte bezw. ein Collabiren der Volvox-Kugeln ein. Durch einen vom Deckglas ausgeübten, genügend starken Druck ist es in manchen Fällen möglich, den Collaps theilweise wieder auszugleichen. Den richtigen Druck zu finden, ohne dass die Kugeln platzen, hält überaus schwer. Bei allen Manipulationen ist übrigens auch die geringste Verschiebung des Deckgläschens peinlichst zu verhüten, da die Kugeln sich

1) Die Versuche sind nicht abgeschlossen, da mir frisches Material überhaupt nicht, sondern nur von fremder Hand [illegible]

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
			gehaltes der Lösungen, sowie der Dauer ihres Einwirkens gilt das bei Scenedesmus Gesagte.	
Sorastrum Kütz.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Die Eisenfärbung darf nur schwach sein.	a) in venetianischen Terpentin.
Coelastrum Näg.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; c) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth: Färbung c) sehr zu empfehlen. Bei Färbung b) und c) soll die Säure-Alkohol-Behandlung so regulirt werden, dass die Zellwände noch schwach gefärbt bleiben.	a) in venetianischen Terpentin.
β) *Eremobieae Kirchn.* αα) Raphidieae Hansg.				
Ophiocytium Näg.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.
Raphidium Kütz.	a) mit Chromessigsäure; b) mit Pikrinsäure. (Wässerige Lösung).	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth: Ueberfärben und vorsichtig mit Säure-Alkohol differenziren. Das bei Scenedesmus Gesagte gilt im Uebrigen auch hier.	a) in venetianischen Terpentin: Die bündelförmigen Familien zerbrechen ungemein leicht. Wenn sie erhalten bleiben sollen, ist Druck zu vermeiden.
Tetraedron Kütz.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Färbung b) der a) vorzuziehen.	a) in venetianischen Terpentin.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Scenedesmus Meyen.			Die Eisenfärbungen gelingen oft erst dann, wenn die Reagentien lange (bis 24 und mehr Stunden) eingewirkt haben. Man soll stets überfärben. Bei der Säure-Alkohol-Nachbehandlung ist darauf zu achten, dass auch die Zellwände schwach gefärbt bleiben.	
Pediastrum Meyen.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Magdalaroth: In 80 procentigem Alkohol; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Um die Zellgrenzen scharf hervortreten zu lassen, kann Indulin zur Anwendung kommen; c) mit Eisenchlorid-Galleïn + Magdalaroth: Giebt meist schönere Bilder, als Färbung b). Ueberfärben sowohl bei b) als c) angezeigt. Bei dem Entfärben durch Säure-Alkohol ist vorsichtig vorzugehen. Auch hier sollen die Zellgrenzen schwach eisengefärbt bleiben. Die Färbungen gelingen manchmal in Folge schwereren Eindringens in die Membranen	a) in venetianischen Terpentin: Statt der 10 procentigen Lösung kann gleich anfangs eine 20—30 procentige verwendet werden. b) in Styrax: Mehr für specielle Zwecke geeignet.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
δ) *Dictyosphaerieae de Toni.*				
Dictyosphaerium Näg.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid - Gallëin + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.
ε) *Nephrocytieae de Toni*				
Oocystis Näg.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax.
Nephrocytium Näg.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth: Die Eisenfärbung darf nur schwach sein.	a) in venetianischen Terpentin: Die Mutterzellhaut zeigt meist Neigung zum Schrumpfen; gelinder, vorsichtig mit dem Deckgläschen ausgeübter Druck kann die Schrumpfung ausgleichen.
ζ) *Palmelleae (Decaisne) de Toni (Coccaceae).*				
Gloeocystis[1]) *Näg.*	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Gallussäure; b) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.
Botryococcus Kütz.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Gallussäure; b) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth; c) mit Magdalaroth: Färbung b) besonders zu empfehlen.	a) in venetianischen Terpentin.

1) Wurde auf Glimmerplättchen - Kulturen unter anderen Algen gefunden und so sehr schön präparirt erhalten. Im Uebrigen siehe rücksichtlich der Behandlung derartiger Plättchen Anmerkung 1, p. 712 f.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Eremosphaera de Bary.	a) mit Chromessigsäure: Bei dem mir zur Verfügung gestandenen Material zog sich in vielen Fällen das Plasma von der Zellwand zurück; Versuche, dies durch Osmiumessigsäure zu verhindern, konnten noch nicht angestellt werden.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Färbung b) giebt sehr schöne und instructive Bilder.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Bei besonders chlorophyllreichen Exemplaren angezeigt. Bei Einschluss a) und b) ist jeder Druck sorgfältigst zu vermeiden. Eventuell sind die Objectträger mit Gelatineringen zu versehen.
γ) *Tetrasporeae (Näg.) Klebs ampl.*				
Tetraspora Link.	a) mit Chromessigsäure; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung): a) und b) fast gleichwerthig.	a) in 10 proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol: Aufbewahrung b) besser als a).	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün; b) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Man überfärbt und zieht solange mit Säurealkohol aus, bis die Gallerte farblos ist. Was die Färbung mit Magdalaroth betrifft, [illegible]	a) in Glyceringelatine: Insbesonders bei Färbung a) für Habitusbilder geeignet; b) in venetianischen Terpentin: Sehr schöne und klare Bilder erhält man bei Färbung b). Für Zellinhaltsstudien kann nur dieser Einschluss oder der [illegible]

Chloropbyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Euglena Ehrbg.	Volvox, mit Wasserstoffsuperoxyd zu entfärben. b) mit Jodwasser oder Jodjodkaliumlösung. Fixirung a) sehr zu empfehlen.			

ziemlich rein dadurch erhalten, dass ich in die Gläser an geeigneten Stellen Glimmerplättchen in bereits erwähnter Weise (Anmerkung 1, p. 712 f.) versenkte.

Dieselben bedecken sich in kurzer Zeit mit den Dauerzuständen der Alge. Sobald man nun die damit überzogenen Plättchen heraushebt, mit der Schichte nach aufwärts in ein Schälchen mit flachem Boden legt und nur soviel Wasser zusetzt, dass sie eben davon bedeckt ist, so geben viele Euglenen wieder den Ruhezustand auf und beginnen sich zu strecken. In diesem Momente setzt man 1 procentige Osmiumsäure zu, welche dieselben sofort unter prächtiger Erhaltung der Geissel in allen Zuständen der Metabolie am Plättchen haftend, fixirt und härtet. Hierauf hat vorsichtiges Auswaschen mit Wasser, Uebertragen in starken Alkohol (event. nach einer der im „Allgemeinen Theil" empfohlenen Methoden) und Weiterbehandlung nach der in oben bezeichneter Anmerkung angegebenen Celloidin-Methode zu folgen.

(Sehr geeignet ist dieses Auffangen auf Glimmerplättchen auch zum Studium gewisser Pilzparasiten, von denen Euglena häufig befallen wird.)

Die von Dr. B. Hofer für contractile Infusorien etc. vorgeschlagene Lähmung durch Hydroxylamin (Zeitschrift für wiss. Mikroskopie, Band VII, Jahrgang 1890, pag. 318 u. f.) hat mir hier keine guten Resultate gegeben.

Chlorophyceae.

Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth: Vollständig reife Zygosporen[1]) lassen, wenn sie unverletzt sind, auch die vorliegenden Tinctionsmittel nicht eindringen.	a) in venetianischen Terpentin: Vollständig reife Zygosporen lassen das Harz nicht immer eindringen; aber auch nicht reife collabiren manchmal, sobald die Cutinisirung der Membran einen gewissen Grad überschritten hat; b) in Styrax: Scheint in alle Entwickelungsstadien der Zygosporen leichter als Terpentin einzudringen und weniger Schrumpfungen zu veranlassen. Es ist dabei aus genügend stark (aber doch nicht allzusehr) concentrirtem Terpentin in Styrax zu übertragen. Uebrigens könnten die Faden auch vollständig gefärbt in 10 Thl. Styrax + 50 Thl. absoluten Alkohol + 40 Thl. Benzol

goten) von Mougeotia gesagt wird, gilt in gleicher Weise für alle Conjugatae. Ebenso dürften
tomeen verhalten; ich selbst konnte darüber keine Versuche anstellen, weil mir diesfälliges

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Mougeotia Ag.				(chem. rein) gebracht und diese Mischung im Chlorcalcium-Exsiccator langsam concentrirt werden. Bei Einschluss a) und b) darf nur geringer Druck ausgeübt werden, weil das Chromatophor leicht zerbricht.
b) **Zygnemeae (Menegh.) de Bary em.**				
Zygnema Ag.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth: Bei einzelnen Species dürfen die Eisenfärbungen nur schwach sein.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax.
Spirogyra Link.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Magdalaroth; b) mit Magdalaroth + Anilinblau: Giebt nicht in allen, wohl aber in einzelnen Fällen schöne Resultate; c) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Damit sind weitaus die schönsten und distinctesten Bilder zu erlangen; bei sehr zartwandigen Species kann mit Indulin nachgefärbt oder d) Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth verwendet werden.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Nur für specielle Zwecke geeignet.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
IV. Conjugatae (Link) de Bary. 1. Zygnemaceae (Menegh.) Rbh. a) Mesocarpeae de Bary.				
Mougeotia Ag.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth: Vollständig reife Zygosporen[1]) lassen, wenn sie unverletzt sind, auch die vorliegenden Tinctionsmittel nicht eindringen.	a) in venetianischen Terpentin: Vollständig reife Zygosporen lassen das Harz nicht immer eindringen; aber auch nicht reife collabiren manchmal, sobald die Cutinisirung der Membran einen gewissen Grad überschritten hat; b) in Styrax: Scheint in alle Entwickelungsstadien der Zygosporen leichter als Terpentin einzudringen und weniger Schrumpfungen zu veranlassen. Es ist dabei aus genügend stark (aber doch nicht allzusehr) concentrirtem Terpentin in Styrax zu übertragen. Uebrigens könnten die Faden auch vollständig gefärbt in 10 Thl. Styrax + 50 Thl. absoluten Alkohol + 40 Thl. Bensol

1) Was über die Zygosporen (Zygoten) von Mougeotia gesagt wird, gilt in gleicher Weise für alle Conjugatae. Ebenso dürften sich aber auch die Auxosporen der Diatomeen verhalten; ich selbst konnte darüber keine Versuche anstellen, weil mir diesfällig[illegible]

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Gymnozyga Ehrbg.	a) mit Chromessigsäure; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung): a) u. b) ziemlich gleichwerthig.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.
b) Didymioideae (Reinsch.) Hansg. α) *Spirotaenieae.*				
Spirotaenia Bréb.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.
β) *Closterieae* (*Kütz.*) *de Toni em.*				
Closterium Nitzsch.	a) mit Chromessigsäure: Bei einzelnen Species tritt regelmässig Chromatophor und Plasmakörper von der Zellwandung zurück.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth: Besonders für einzelne dünnwandige Species (z. B. Leibleinii) zu empfehlen.	a) in venetianischen Terpentin: Bei einzelnen Gattungen, z. B. Closterium Lunula (Müll.) Nitzsch erleidet die Zellhaut fast stets trotz sorgfältig regulirter Terpentin-Concentrirung Faltungen und leichte Schrumpfungen. Diese können wohl durch schwach ausgeübten Druck beseitigt werden, doch bläht sich dabei die Zellhaut bedeutend auf und steht vom Chromatophor weit ab; b) in Styrax: Für specielle Plasmastudien. Das Verhalten der Zellhaut ist das gleiche, wie bei Einschluss a).

Chlorophyceae.

Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth; (Bei dieser Färbung treten die Pyrenoide sehr instructiv hervor.) b) mit Eisenchlorid-Galleïn + Magdalaroth: (Besonders für die Lamellenausbreitung des Chromatophors geeignet.)	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Für specielle Plasmastudien. Beim Einschluss a) und b) ist jeder Druck zu vermeiden, event. wären die Objectträger mit Gelatine-Schutzringen zu versehen. Im Uebrigen verhält sich die Zellhaut ungefähr, so wie bei Closterium.
) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Galleïn + Magdalaroth: Im Uebrigen siehe das bei Penium Gesagte.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Auch hier ist jeder Druck zu vermeiden und sind Gelatine-Schutzringe anzuwenden. Das Verhalten der Zellhaut ist bei Einschluss a) und b) im Allgemeinen das Gleiche, wie bei Closterium und Penium.
) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Gymnozyga Ehrbg.	a) mit Chromessigsäure; b) mit Pikrinsäure (wässerige Lösung): a) u. b) ziemlich gleichwerthig.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.
b) Didymioideae (Reinsch.) Hansg. α) *Spirotaenieae.*				
Spirotaenia Bréb.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.
β) *Closterieae (Kütz.) de Toni em.*				
Closterium Nitzsch.	a) mit Chromessigsäure: Bei einzelnen Species tritt regelmässig Chromatophor und Plasmakörper von der Zellwandung zurück.	a) in 10proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Galleïn + Magdalaroth: Besonders für einzelne dünnwandige Species (z. B. Leibleinii) zu empfehlen.	a) in venetianischen Terpentin: Bei einzelnen Gattungen, z. B. Closterium Lunula (Müll.) Nitzsch erleidet die Zellhaut fast stets trotz sorgfältig regulirter Terpentin-Concentrirung Faltungen und leichte Schrumpfungen. Diese können wohl durch schwach ausgeübten Druck beseitigt werden, doch bläht sich dabei die Zellhaut bedeutend auf und steht vom Chromatophor weit ab; b) in Styrax: Für specielle Plasmastudien. Das Verhalten der Zellhaut ist das gleiche, wie bei Einschluss a).

Chlorophyceae.

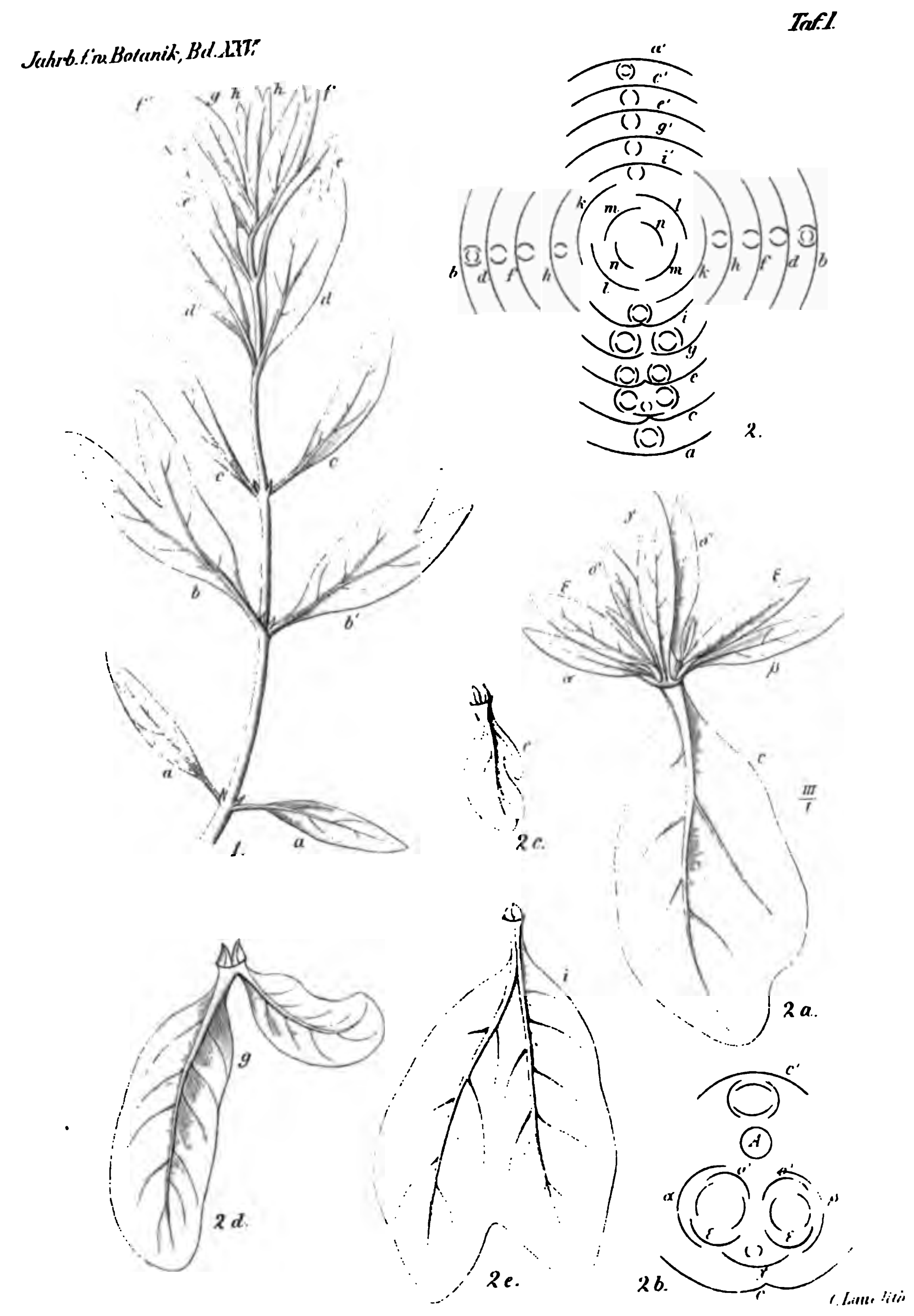
Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
a) in 10 proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol [bei Fixirung b)].	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; Sehr zu empfehlen; b) mit Eisenchlorid-Gallëin: Zum Studium der Poren. Dabei starkes Ueberfärben nöthig; c) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Nur für specielle Zwecke geeignet.
a) in 10 proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol [bei Fixirung b)].	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth: Sehr zu empfehlen; b) mit Eisenchlorid-Gallëin: Zum Studium der Poren. Dabei ist starkes Ueberfärben nöthig; c) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Nur für specielle Studien geeignet.
a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid-Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid-Gallëin + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin.

Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Euastrum Ehrbg.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth: Sehr zu empfehlen.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Nur für specielle Studien geeignet.
Micrasterias Ag.	a) mit Chromessigsäure; b) mit starkem Alkohol: Nur zum Studium der Poren geeignet.	a) in 10 proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol [bei Fixirung b)].	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth: Sehr zu empfehlen; b) mit Eisenchlorid - Gallëin + Magdalaroth; c) mit Eisenchlorid - Gallussäure; d) mit Eisenchlorid - Gallëin: Färbung c) und d) zum Studium der Poren. Dabei ist starkes Ueberfärben nöthig.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Nur für specielle Studien geeignet. Besonders für Färbung d) zu empfehlen.
Staurastrum Meyen.	a) mit Chromessigsäure.	a) in 10 proc. Glyceringemisch.	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth; b) mit Eisenchlorid - Gallëin + Magdalaroth: Eignet sich, um die feinsten Warzen und Stacheln besonders gut sichtbar zu machen.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax.

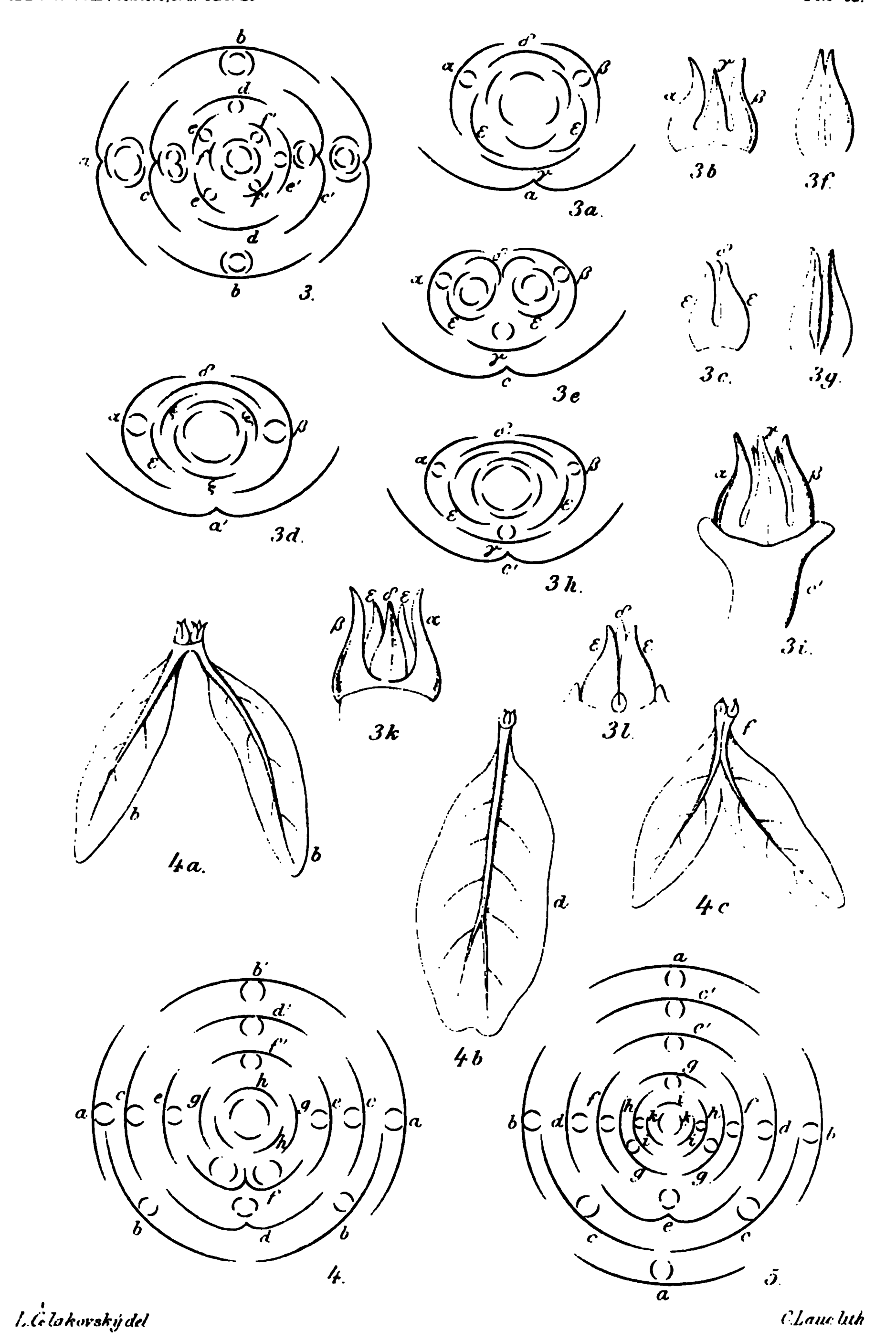
Chlorophyceae.

Gegenstand	Fixirung	Aufbewahrung	Färbung	Einschluss
Xanthidium Ehrbg.	a) mit Chromessigsäure; b) mit starkem Alkohol: Nur zum Studium der Poren geeignet.	a) in 10 proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol [bei Fixirung b)].	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth; Sehr zu empfehlen; b) mit Eisenchlorid - Gallëin: Zum Studium der Poren. Dabei starkes Ueberfärben nöthig; c) mit Eisenchlorid - Gallëin + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Nur für specielle Zwecke geeignet.
Cosmarium Corda.	a) mit Chromessigsäure; b) mit starkem Alkohol: Nur zum Studium der Poren geeignet.	a) in 10 proc. Glyceringemisch; b) in starkem Alkohol [bei Fixirung b)].	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün + Magdalaroth: Sehr zu empfehlen; b) mit Eisenchlorid - Gallëin: Zum Studium der Poren. Dabei ist starkes Ueberfärben nöthig; c) mit Eisenchlorid - Gallëin + Magdalaroth.	a) in venetianischen Terpentin; b) in Styrax: Nur für specielle Studien geeignet.
Arthrodesmus Ehrbg.	a) mit Chromessig-	a) in 10 proc. Gly-	a) mit Eisenchlorid - Echtgrün +	a) in venetianischen

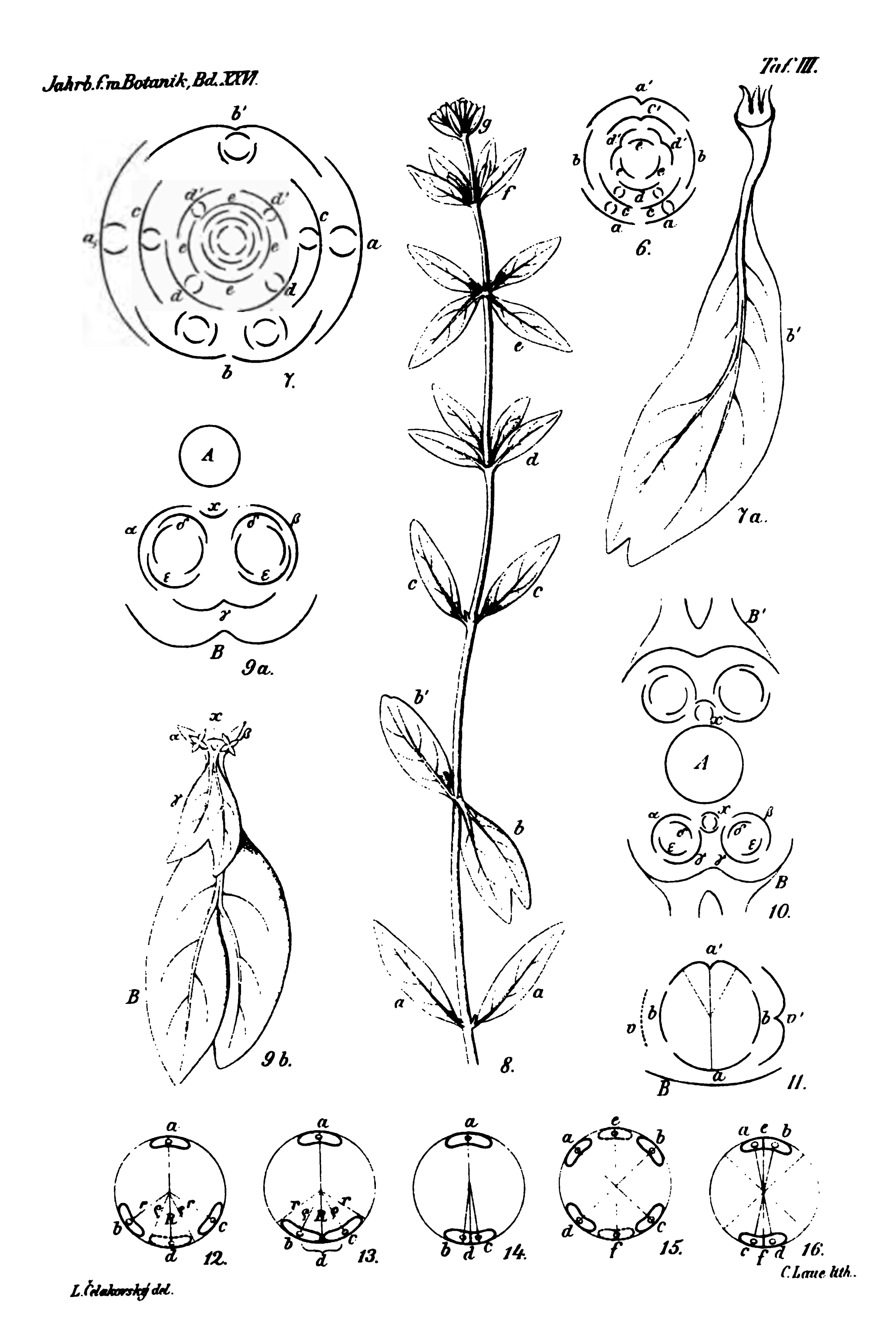


L. Čelakovský del.

C. Laue lith.

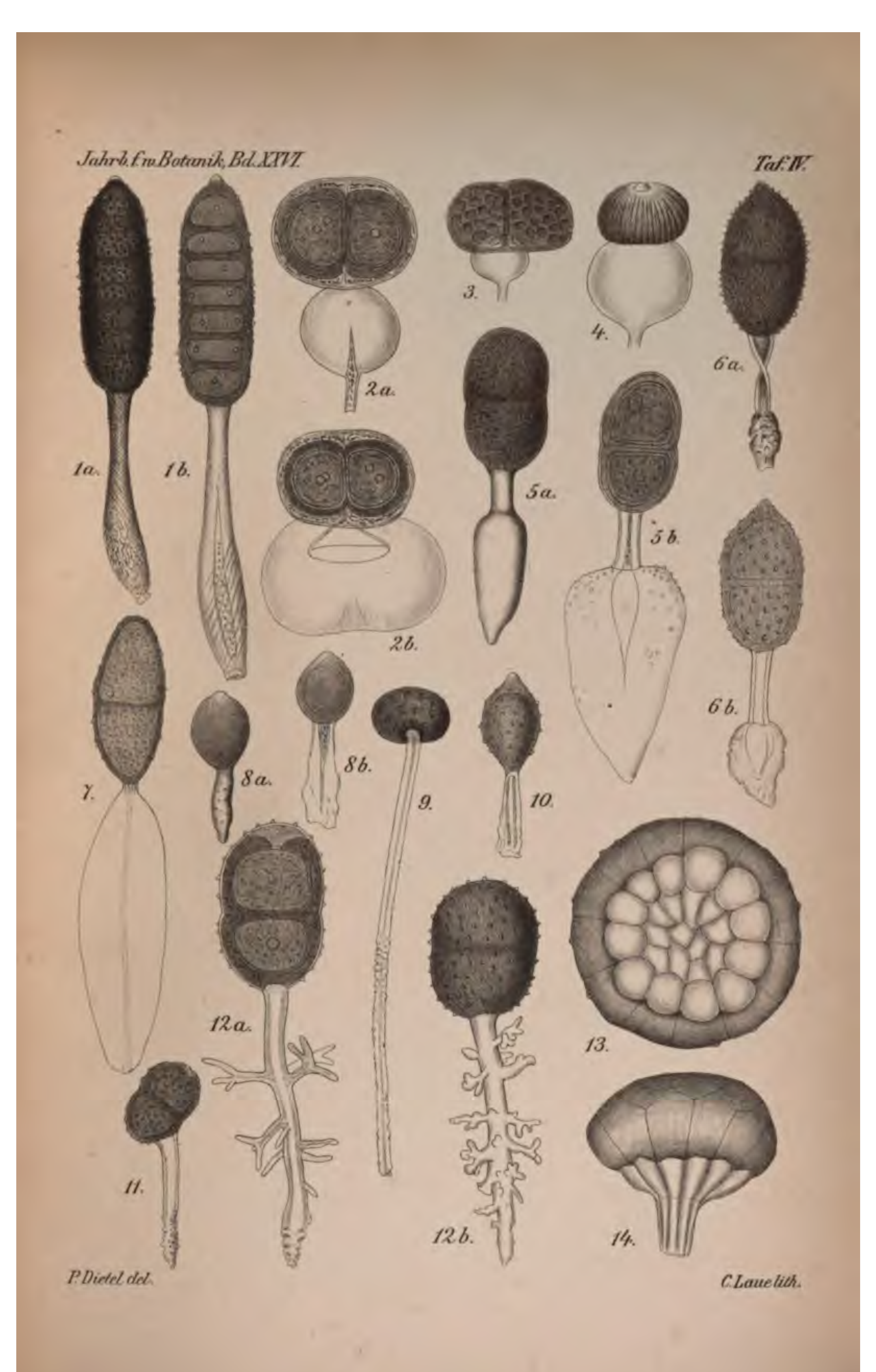


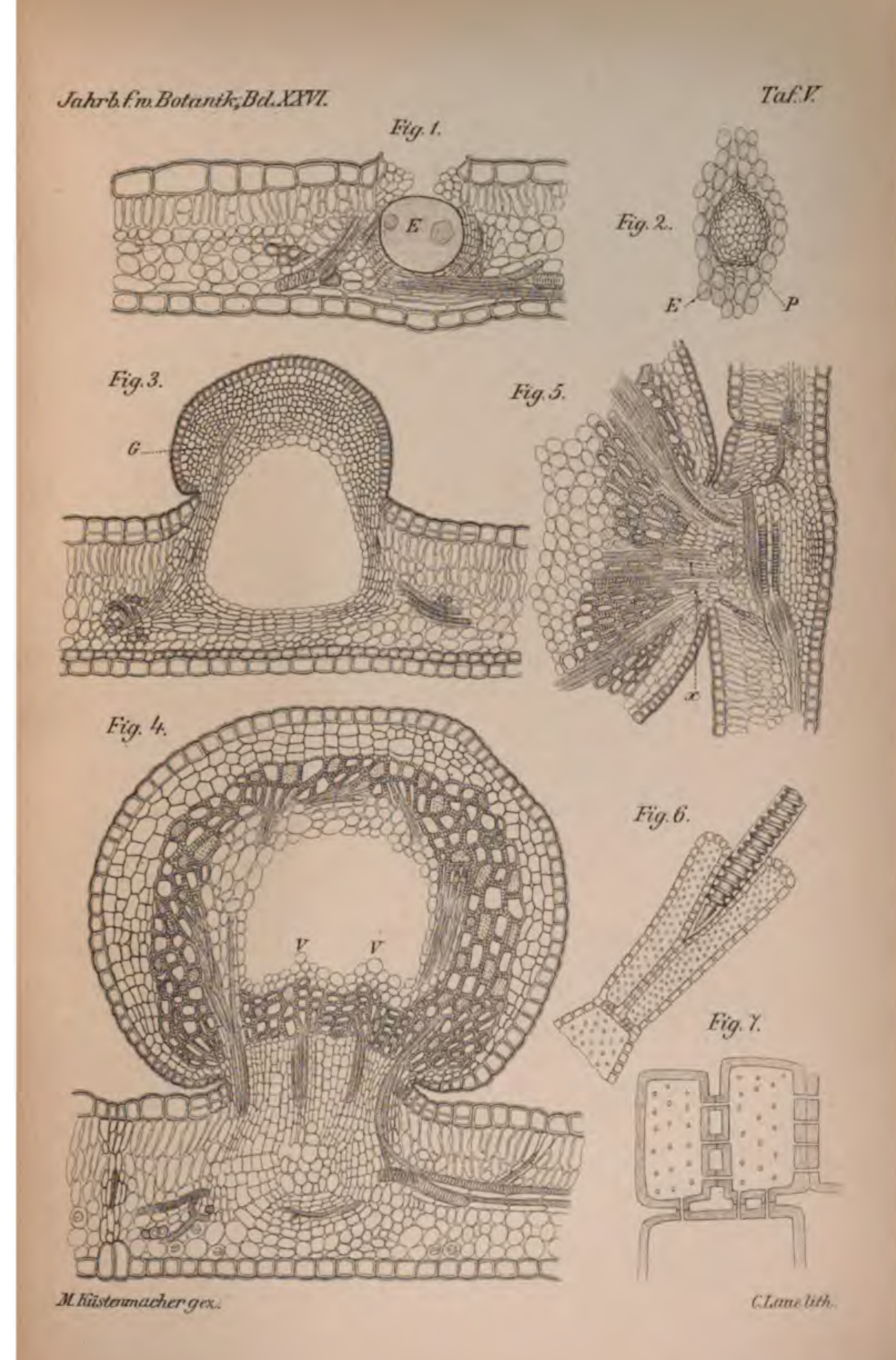
L. Čelakovský del. C. Laue lith.



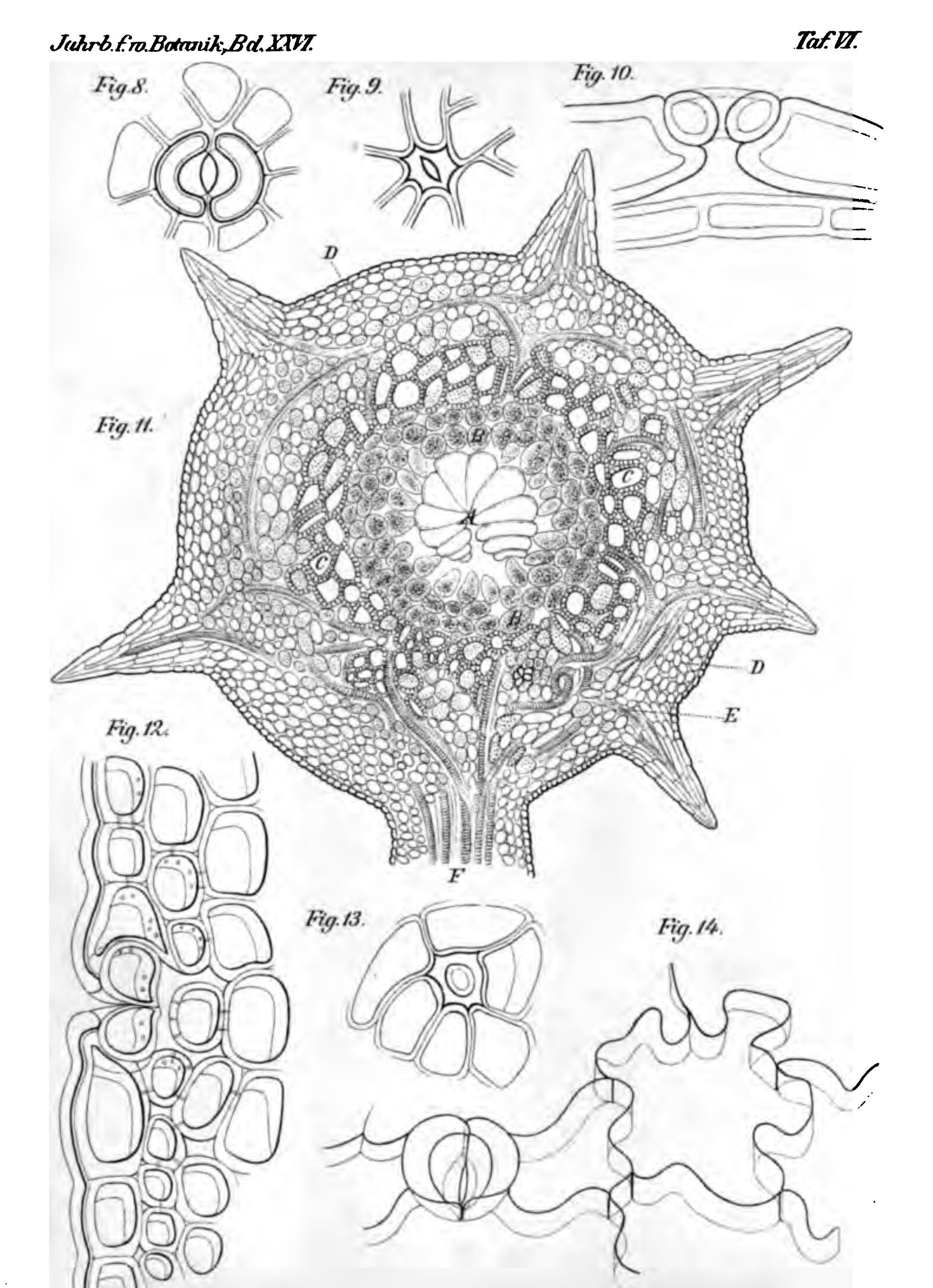
L. Čelakovský del.

C. Laue lith.

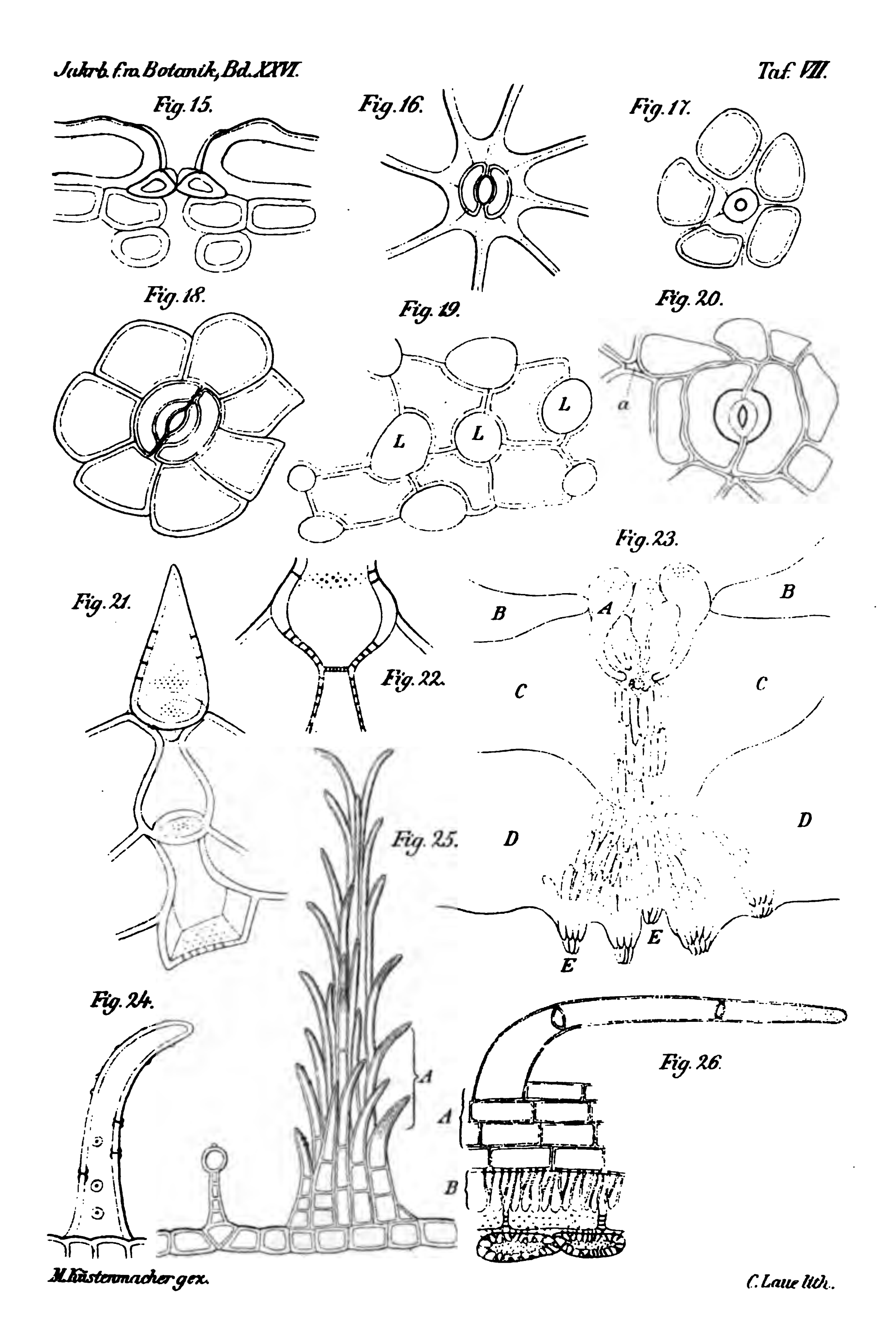

Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXVI.
Taf. IV.
1a.
1b.
2a.
2b.
3.
4.
5a.
5b.
6a.
6b.
7.
8a.
8b.
9.
10.
11.
12a.
12b.
13.
14.
P. Dietel del.
C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXVI.
Taf. V.
Fig. 1.
E
Fig. 2.
E
P
Fig. 3.
G
Fig. 5.
x
Fig. 4.
V
V
Fig. 6.
Fig. 7.
M. Küstenmacher gez.
C. Laue lith.

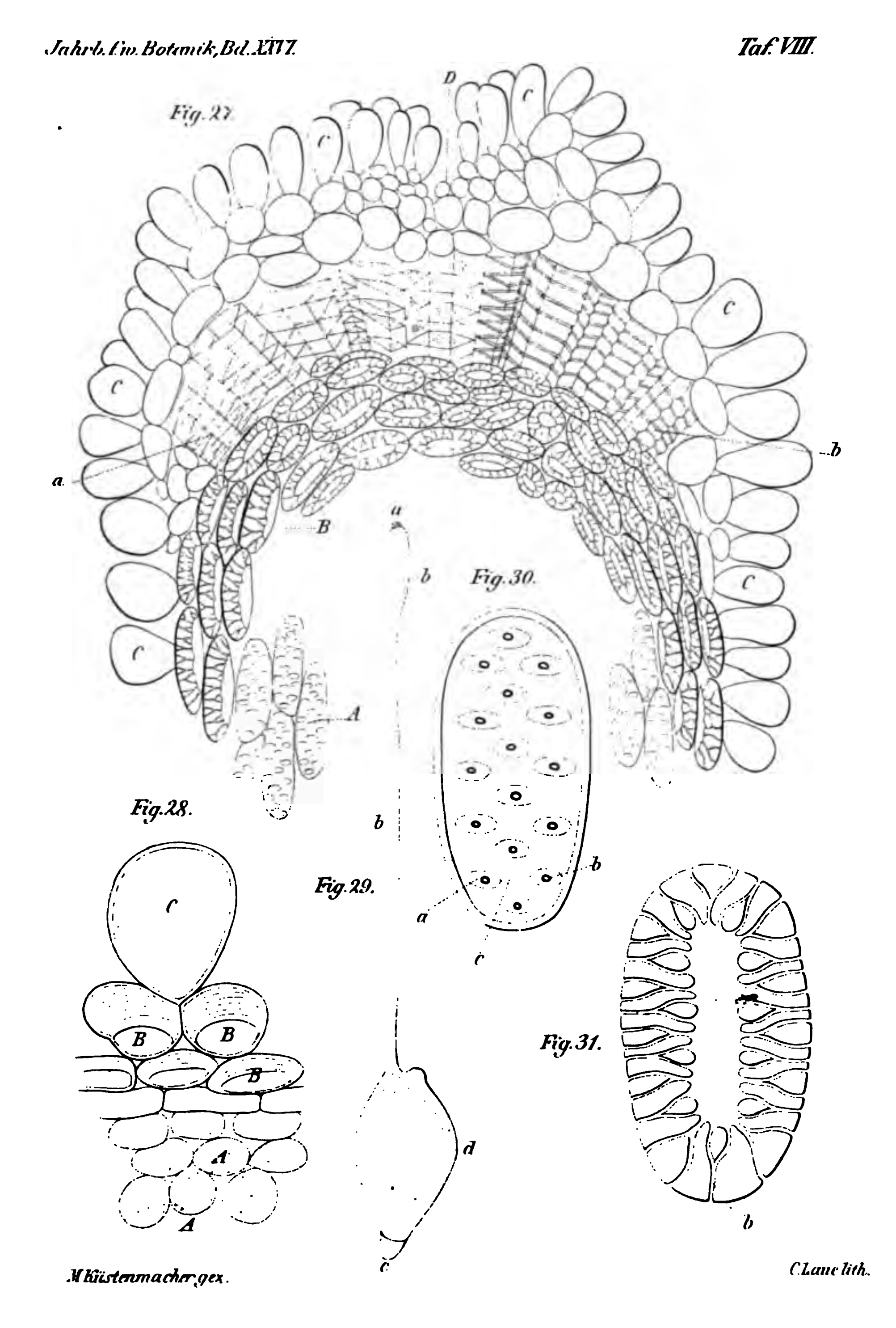


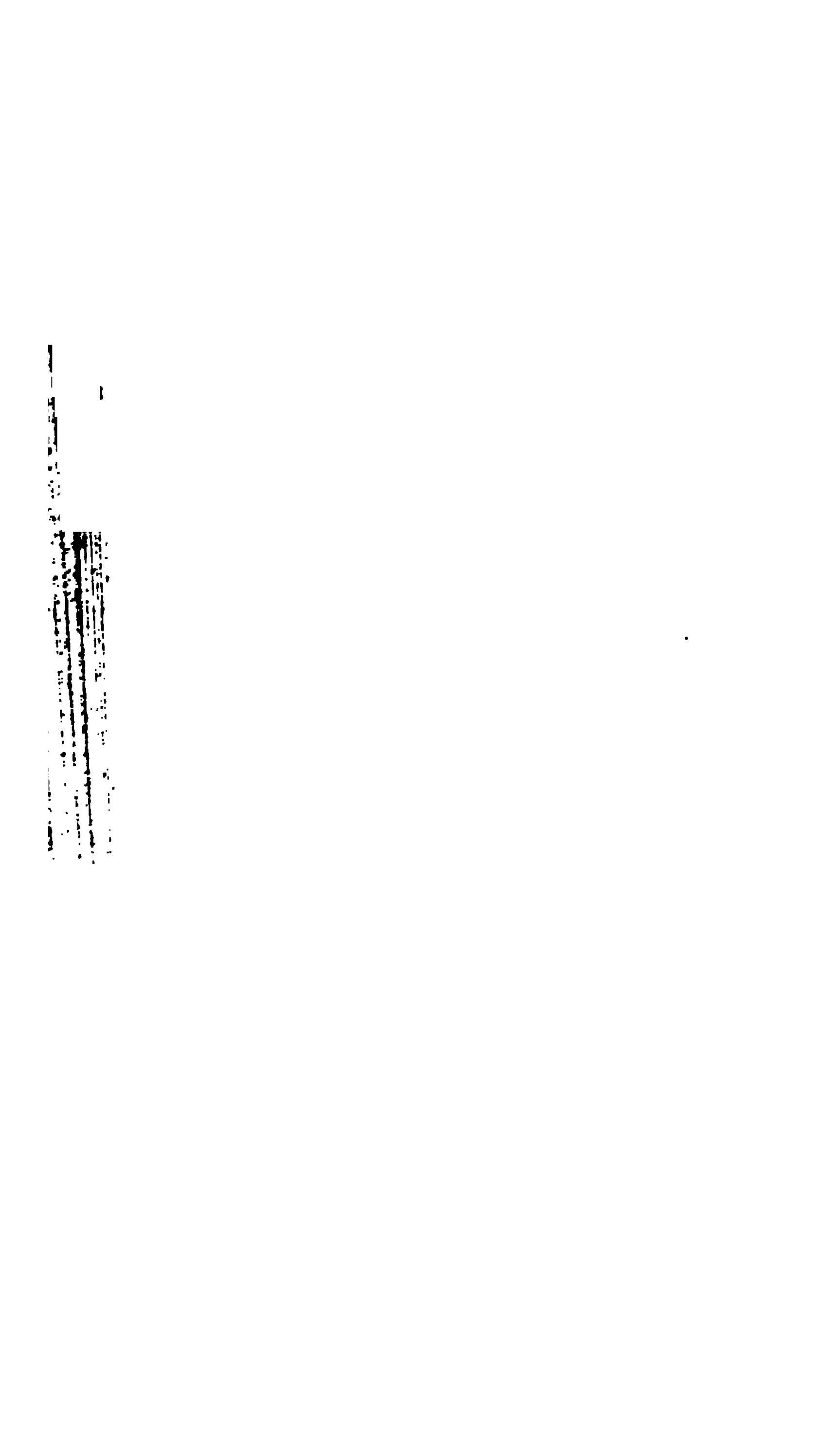


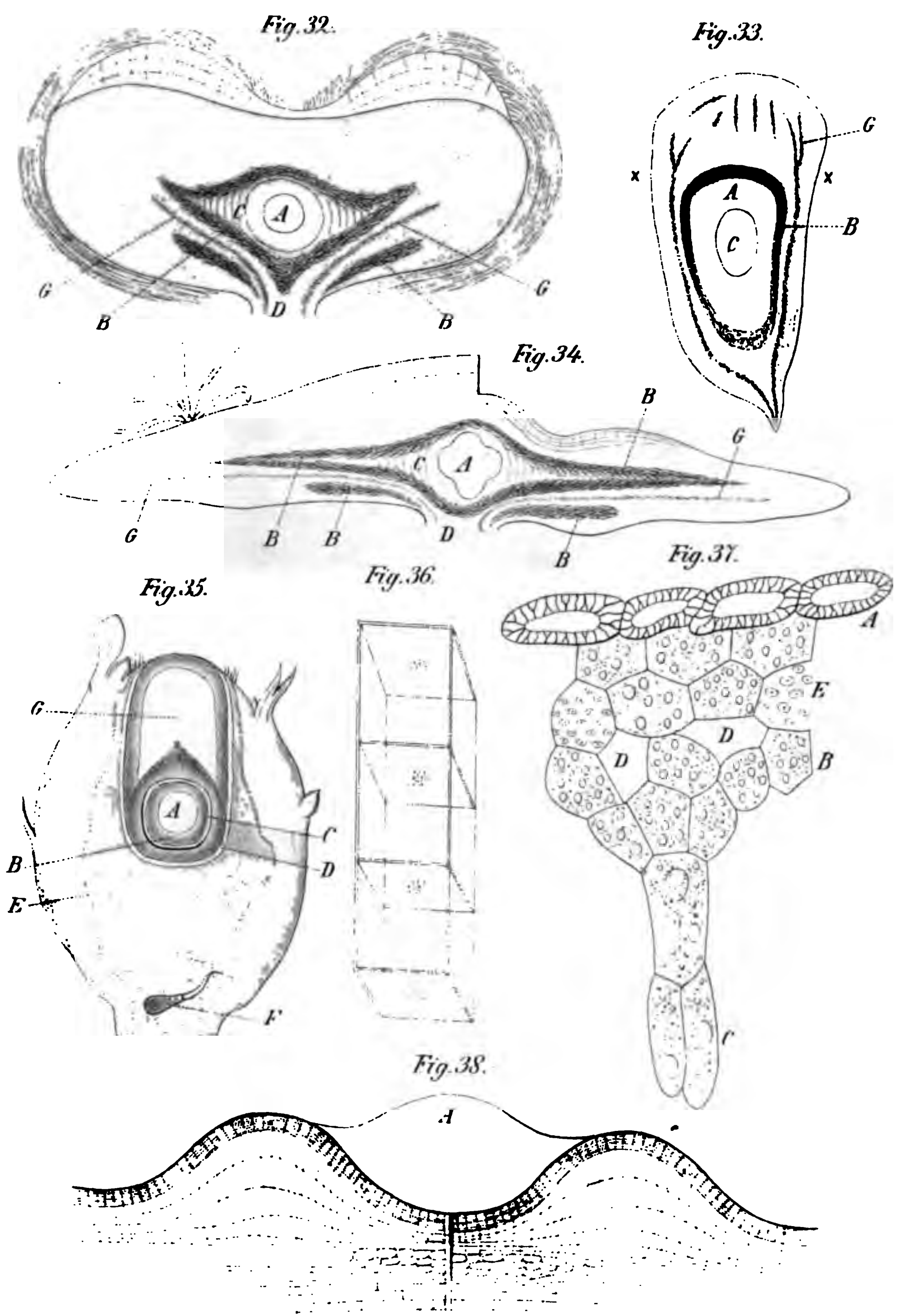
M. Küstenmacher gez. C. Laue lith.



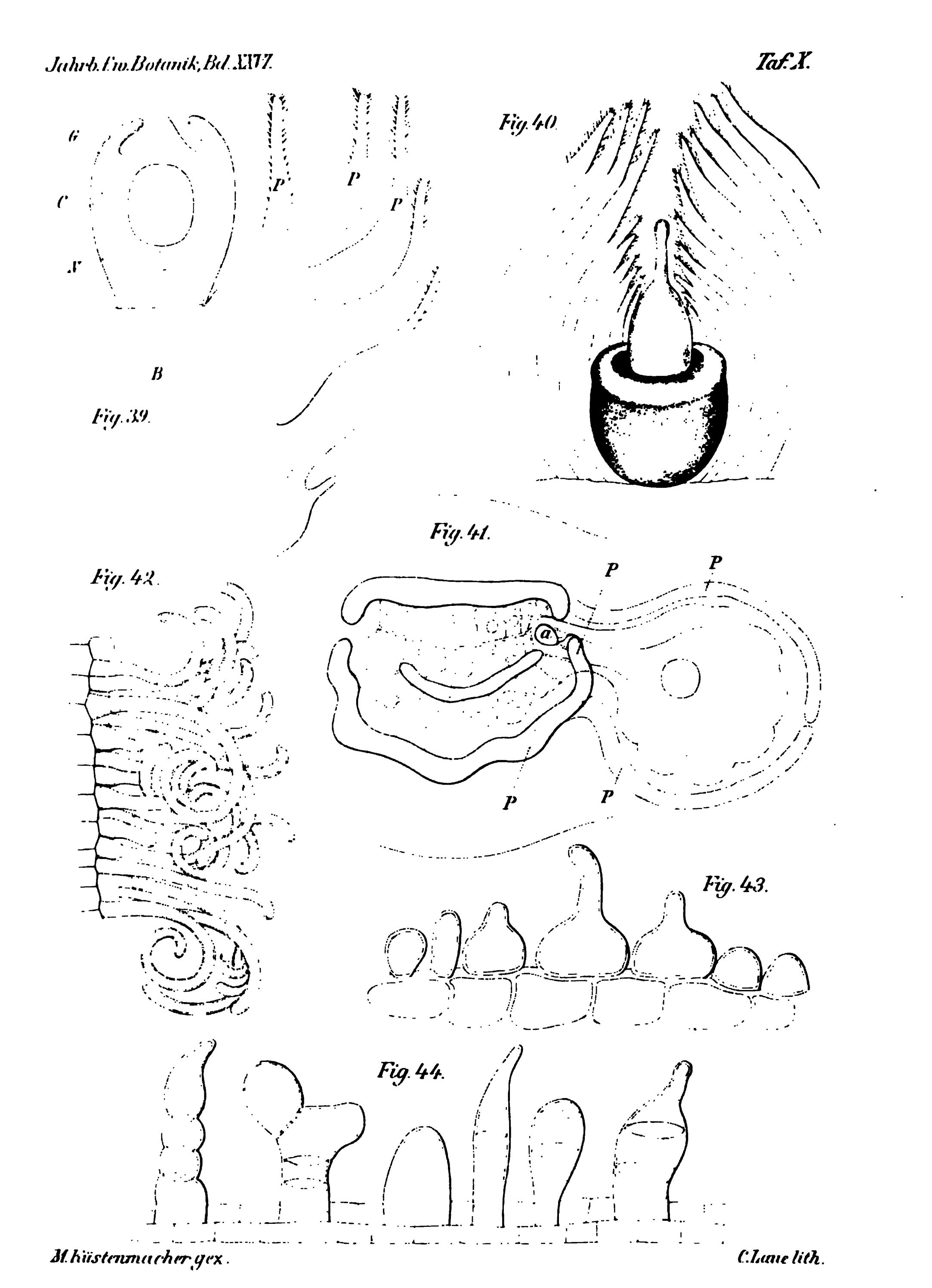
M. Küstenmacher gez. C. Laue lith.

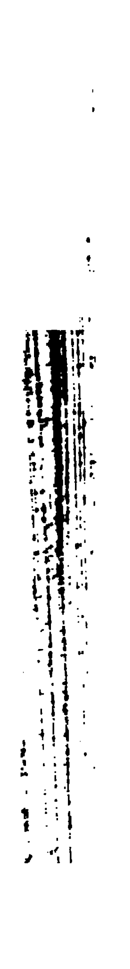

Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXVI.
Taf. VIII.
Fig. 27.
Fig. 28.
Fig. 29.
Fig. 30.
Fig. 31.
M Küstenmacher gez.
C. Laue lith.

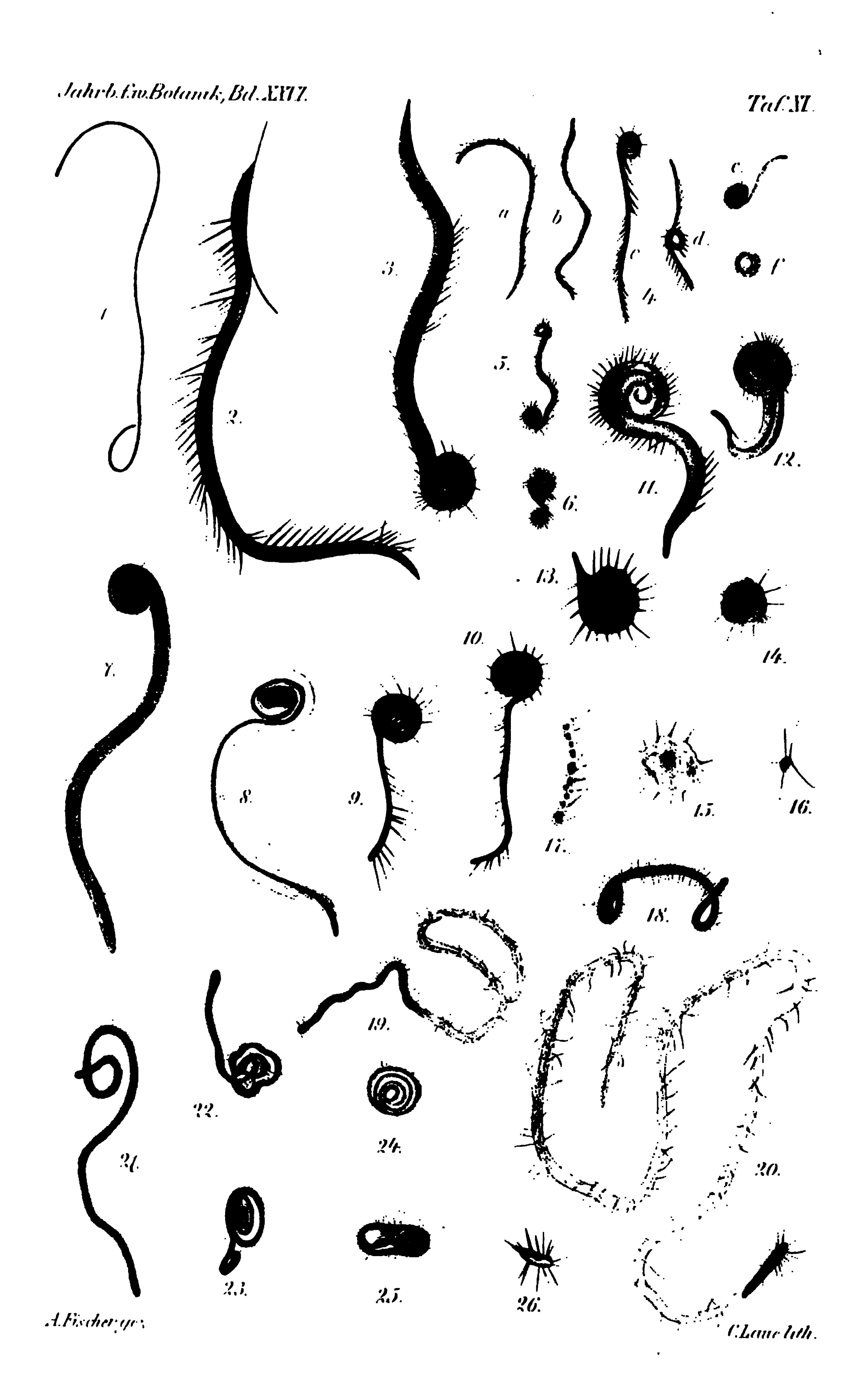




M. Küstenmacher gez. C. Laue lith.

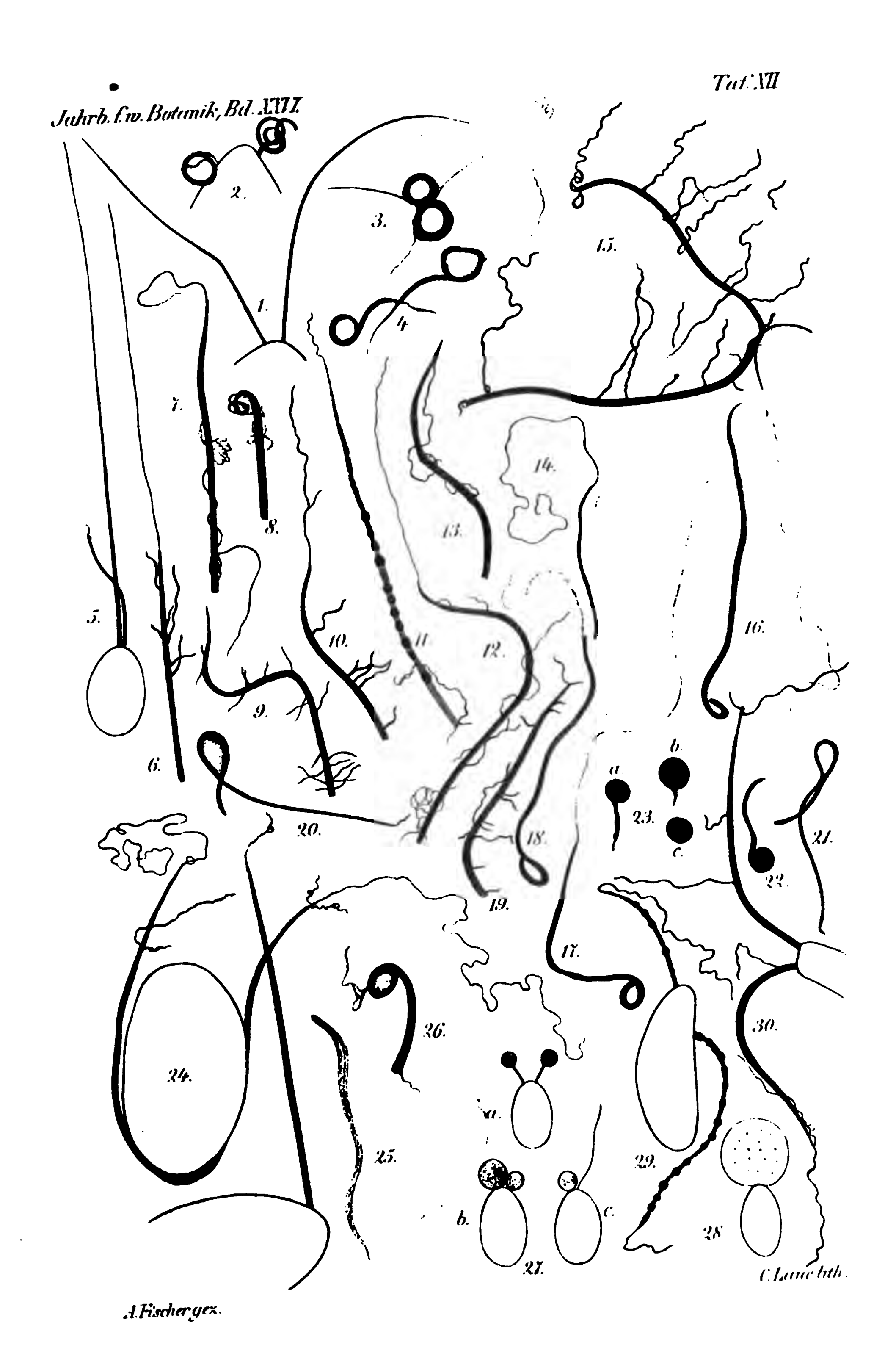

G
C
N
B
Fig. 39.
P
P
P
Fig. 40.
Fig. 41.
P
P
a
P
P
Fig. 42.
Fig. 43.
Fig. 44.





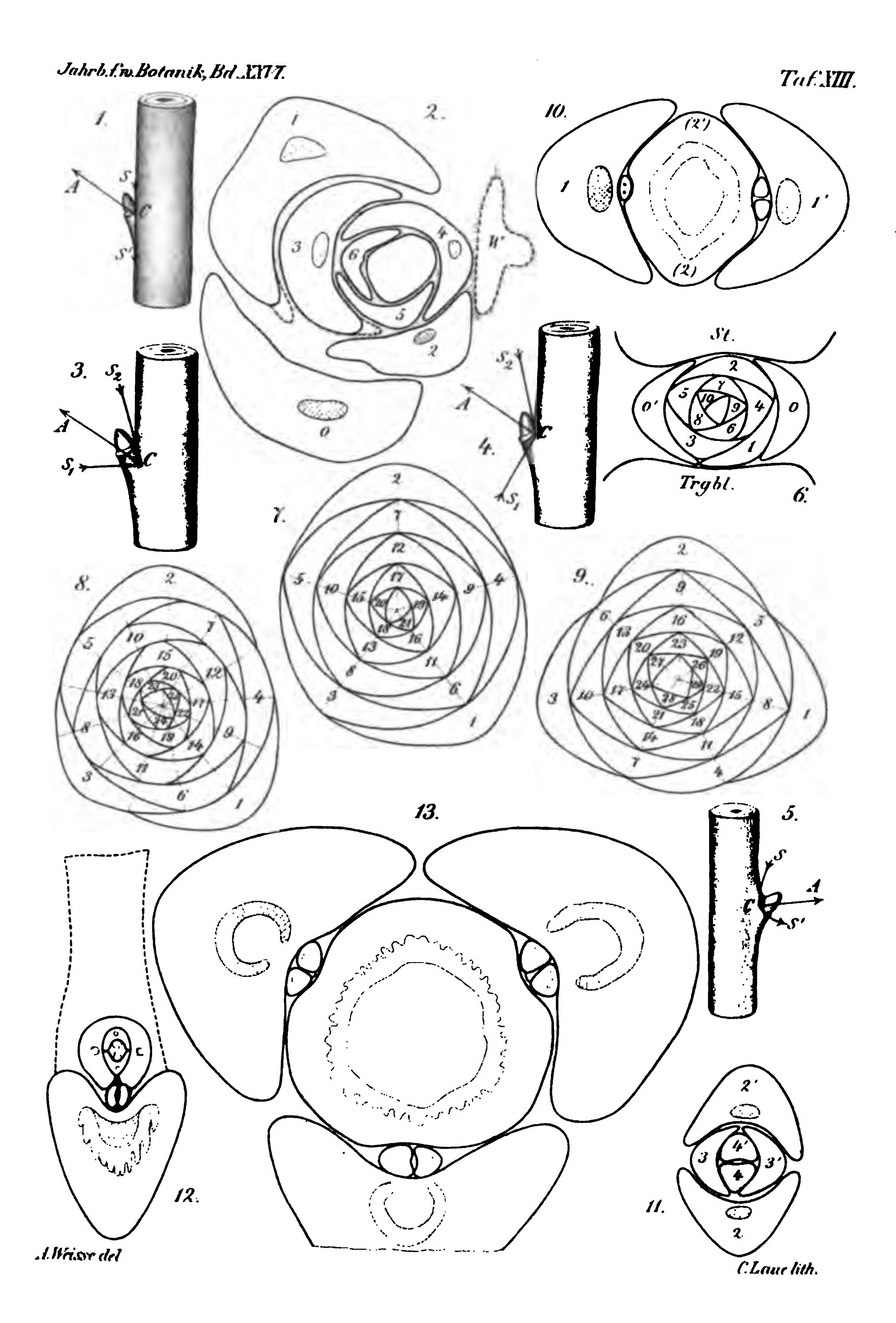
A. Fischer gez. C. Laue lith.



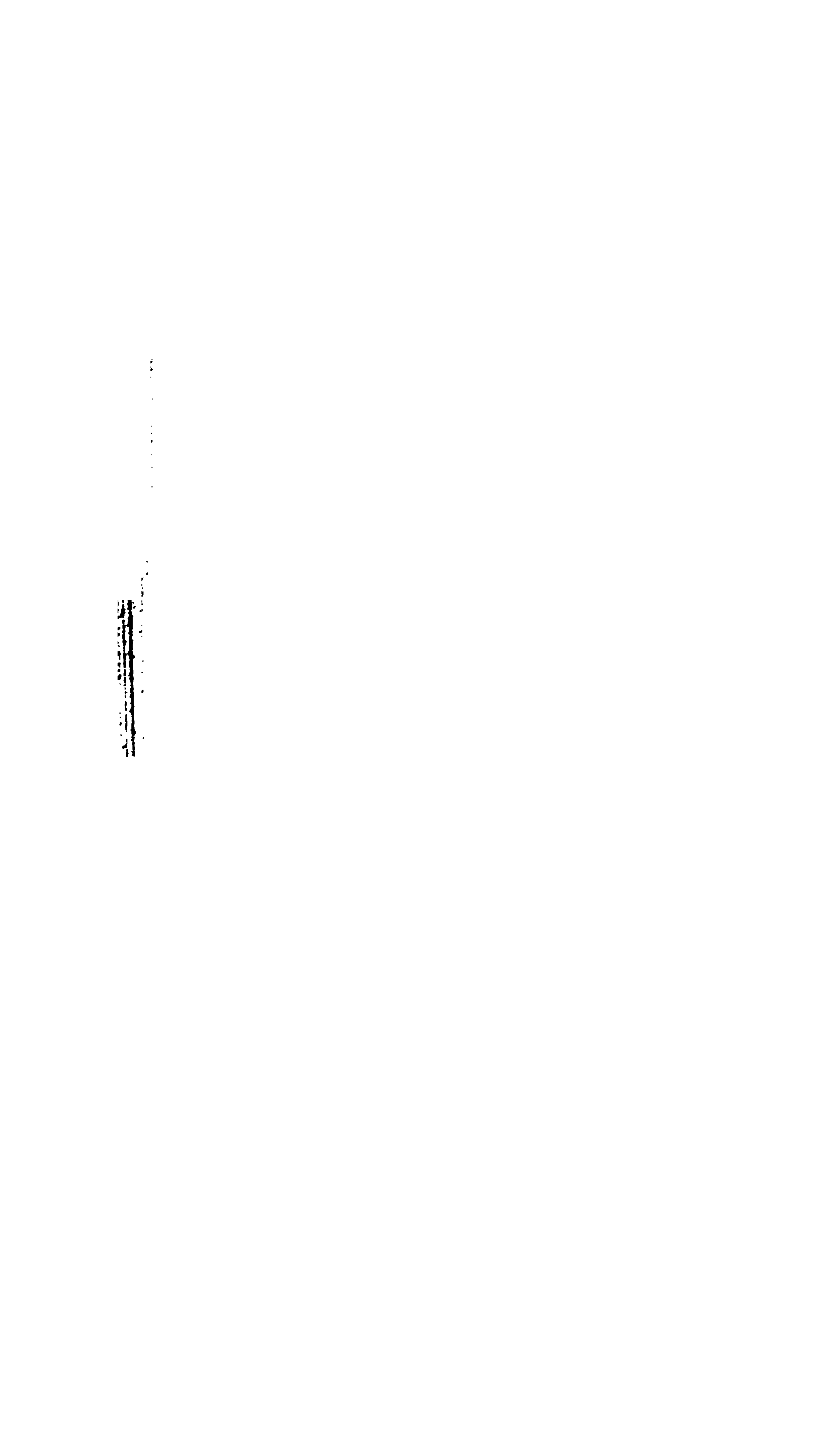


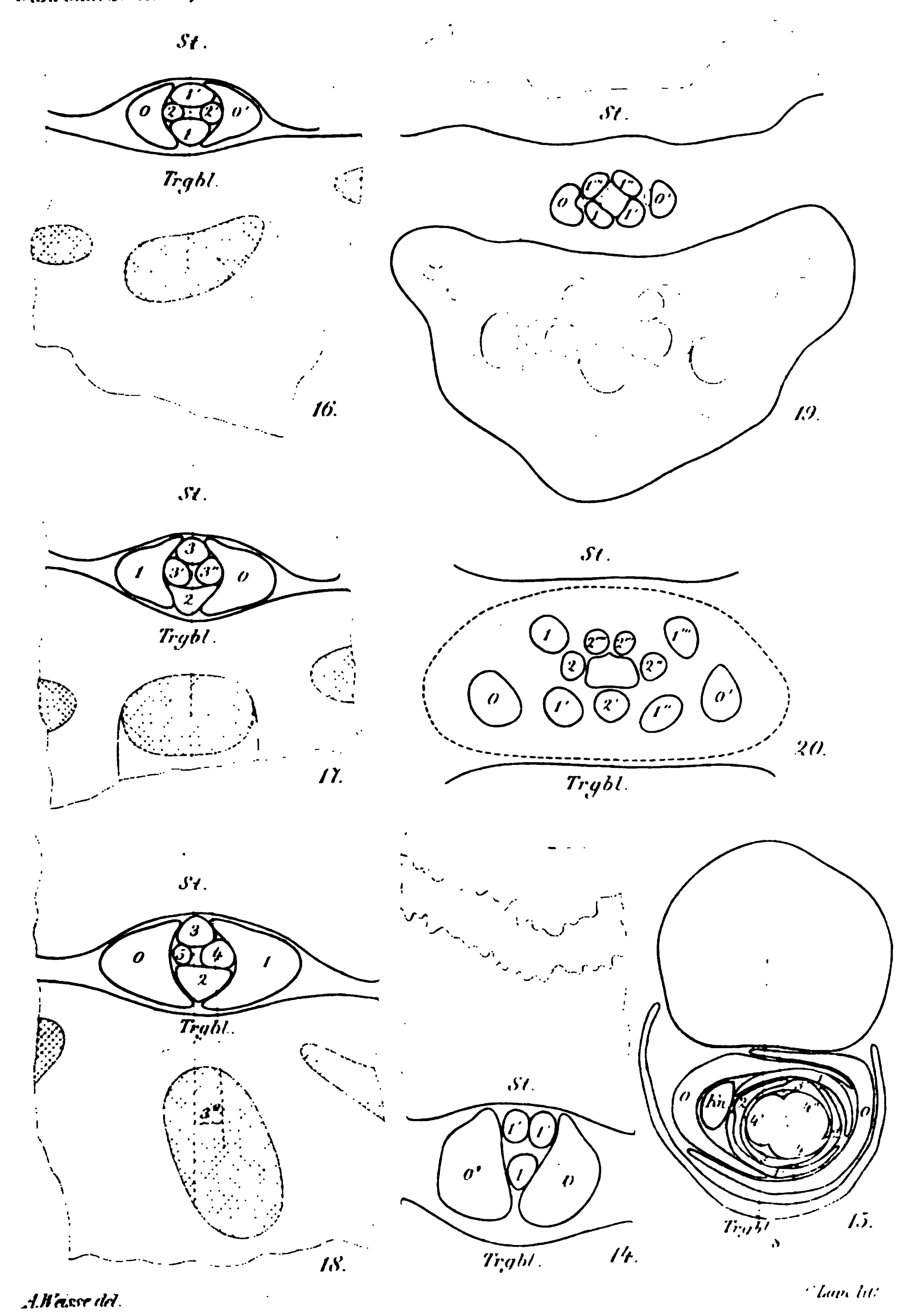
A. Fischer gez.

C. Laue lith.

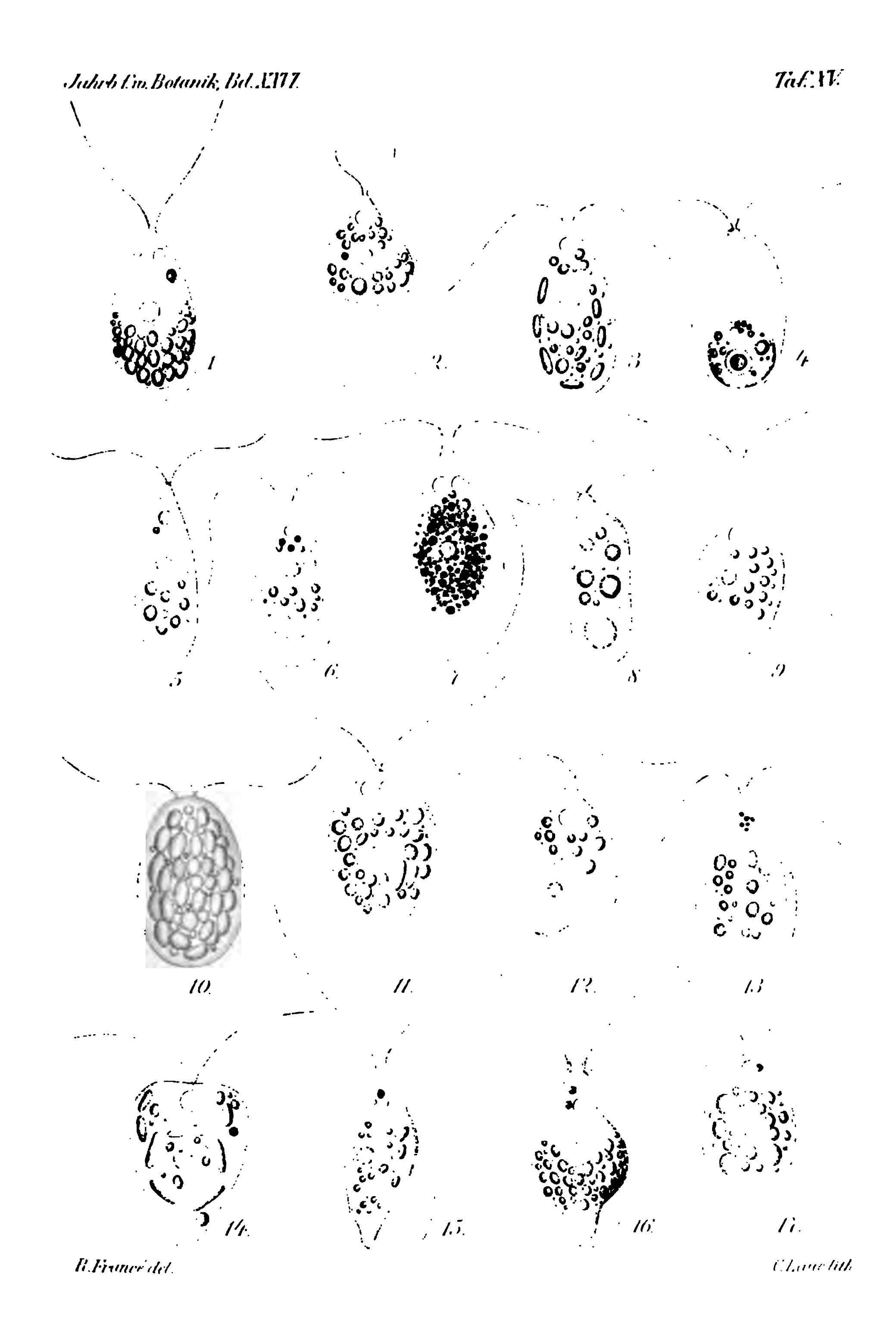


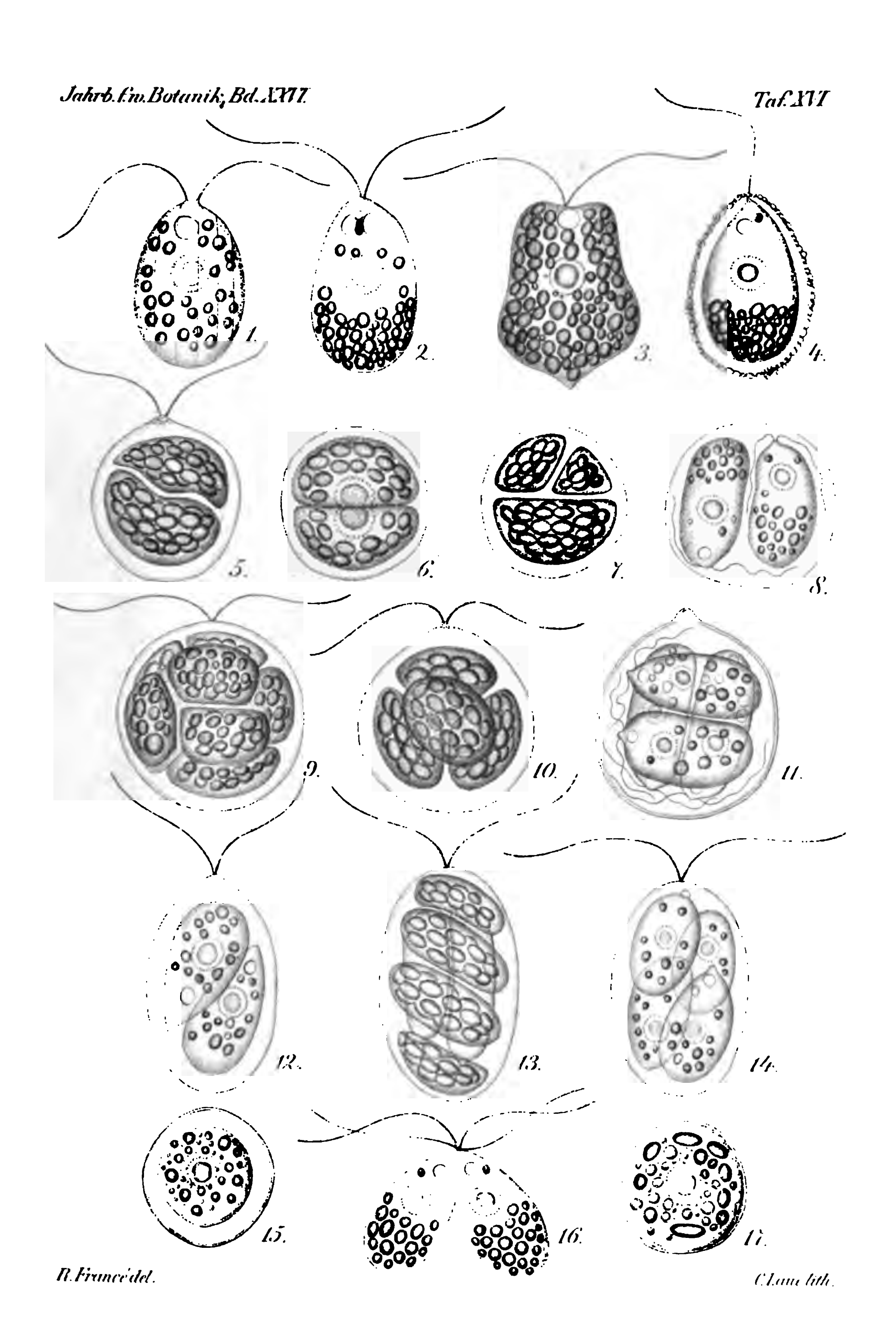
A. Weisse del. C. Laue lith.



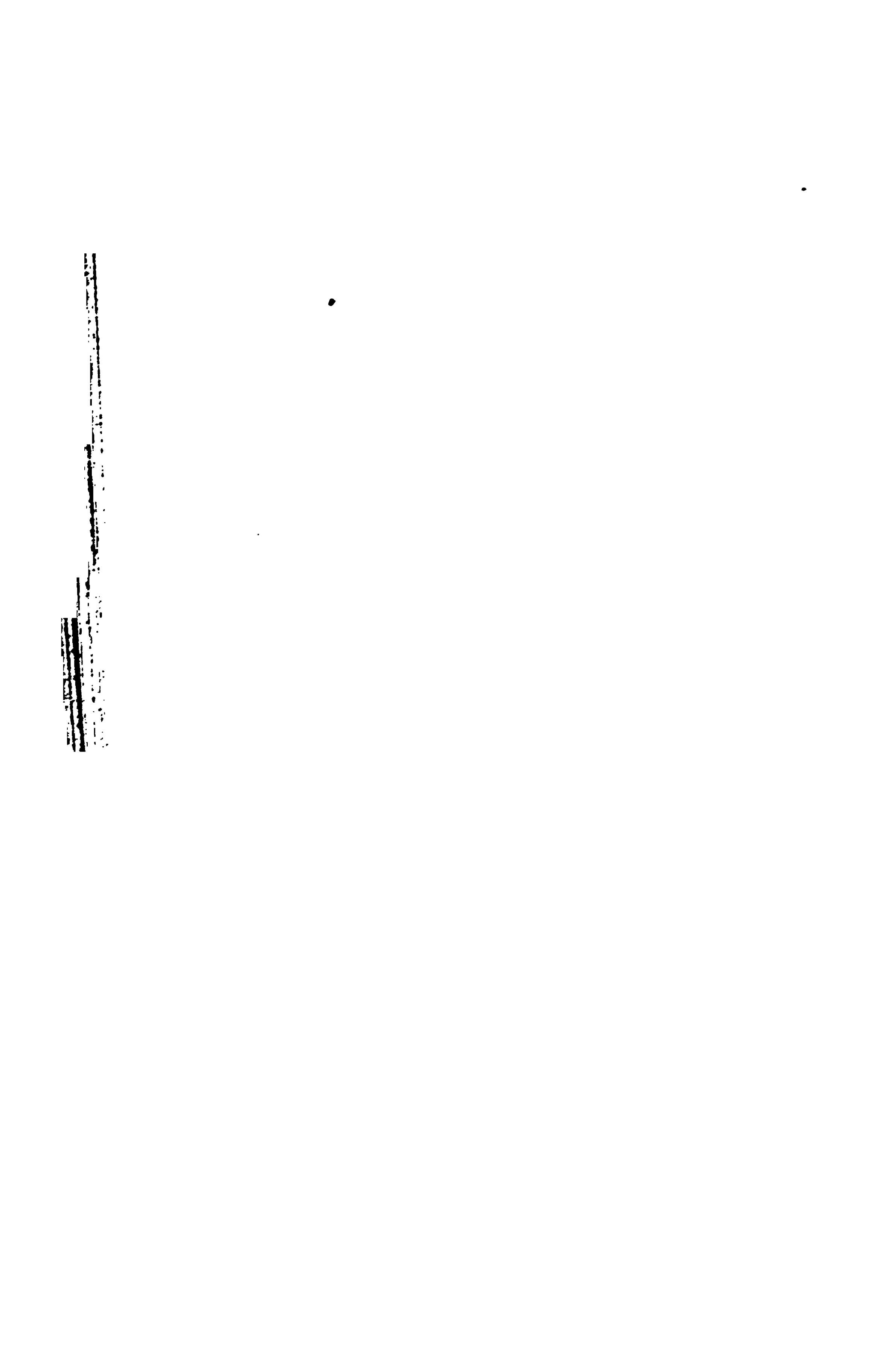


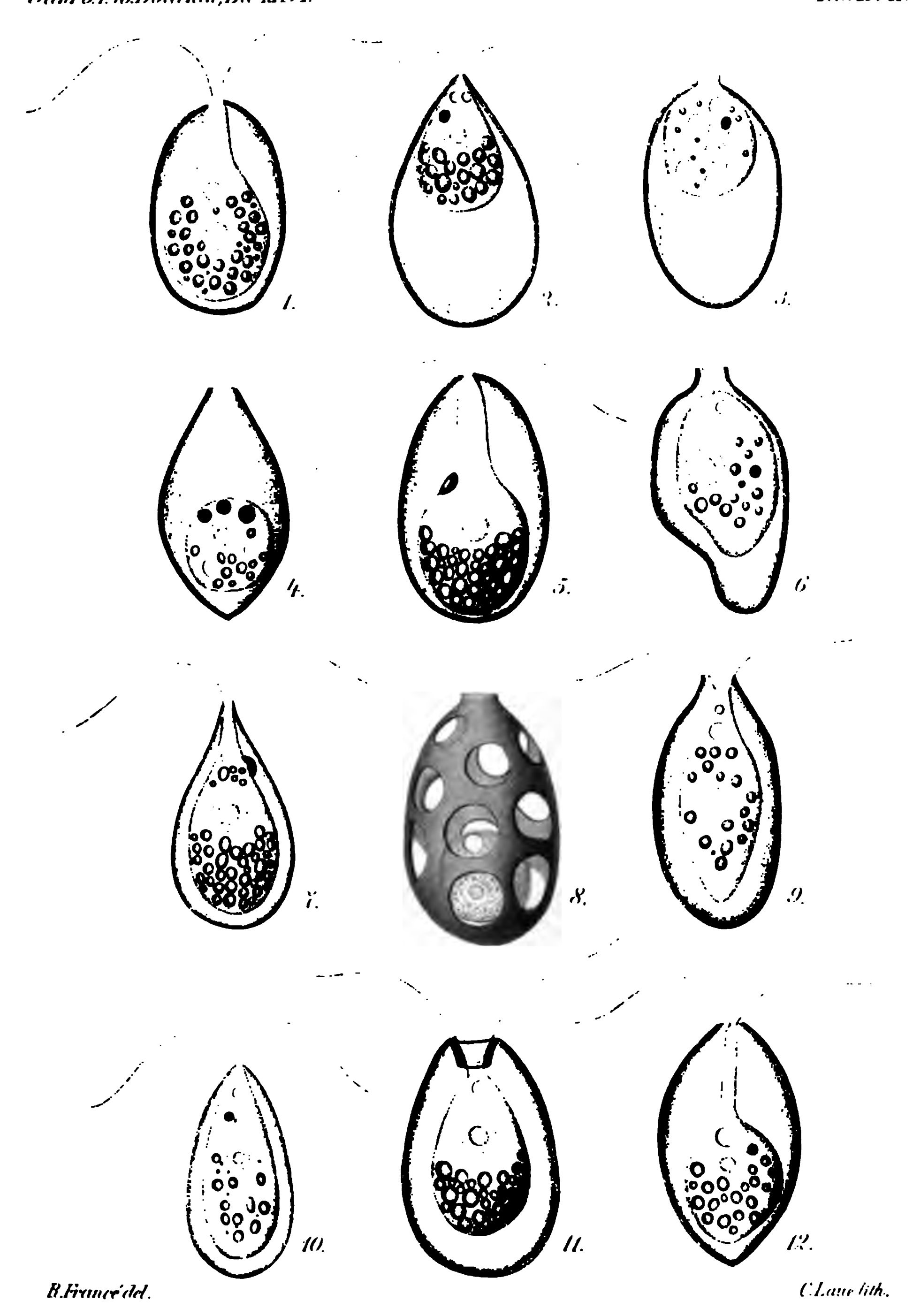
A. Weisse del. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XVII.
Taf. XV.
1
2.
3
4
5
6.
7
8
9
10.
11.
12.
13
14.
15.
16.
17.
R. Francé del.
C. Laue lith.

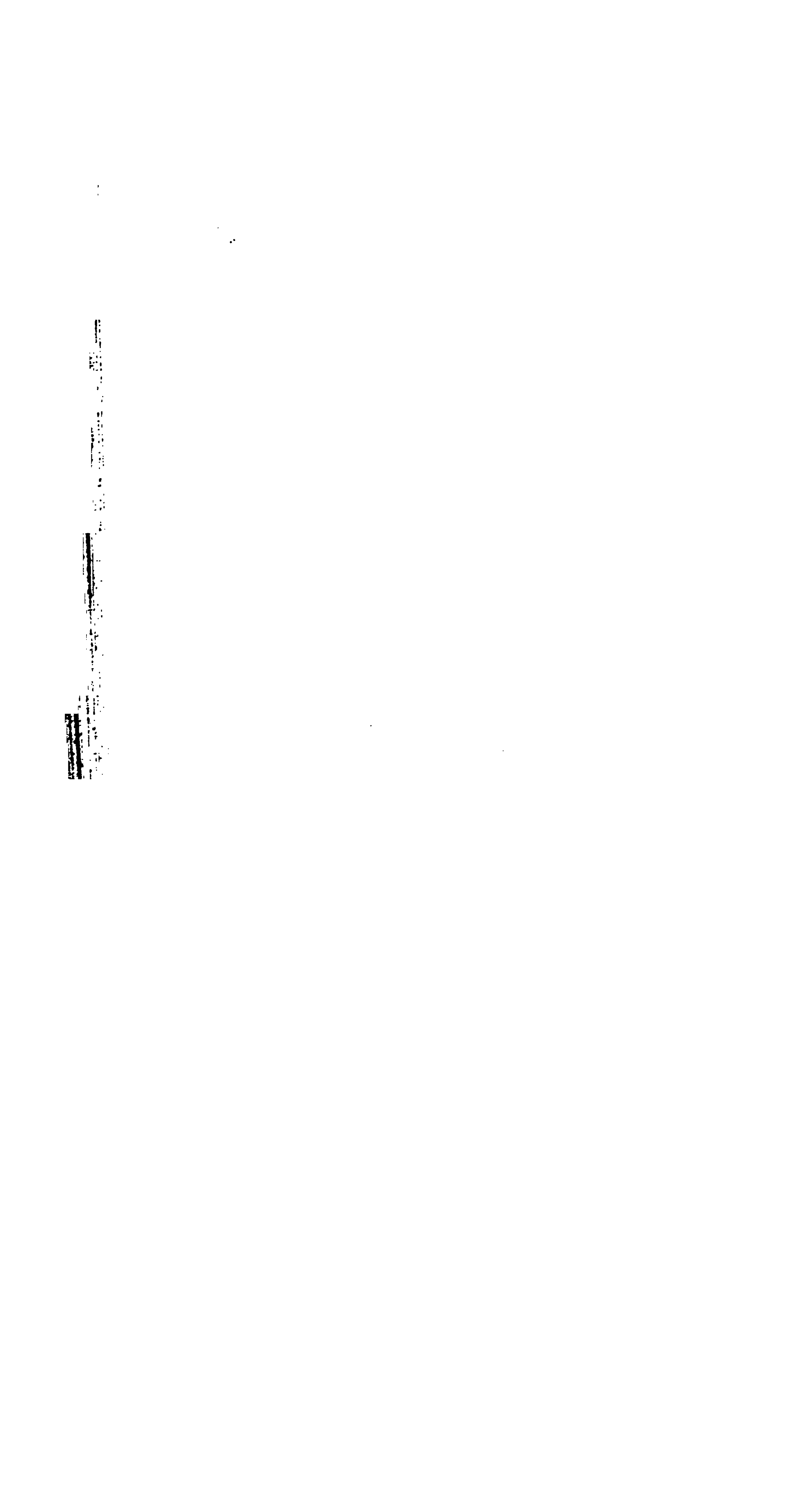


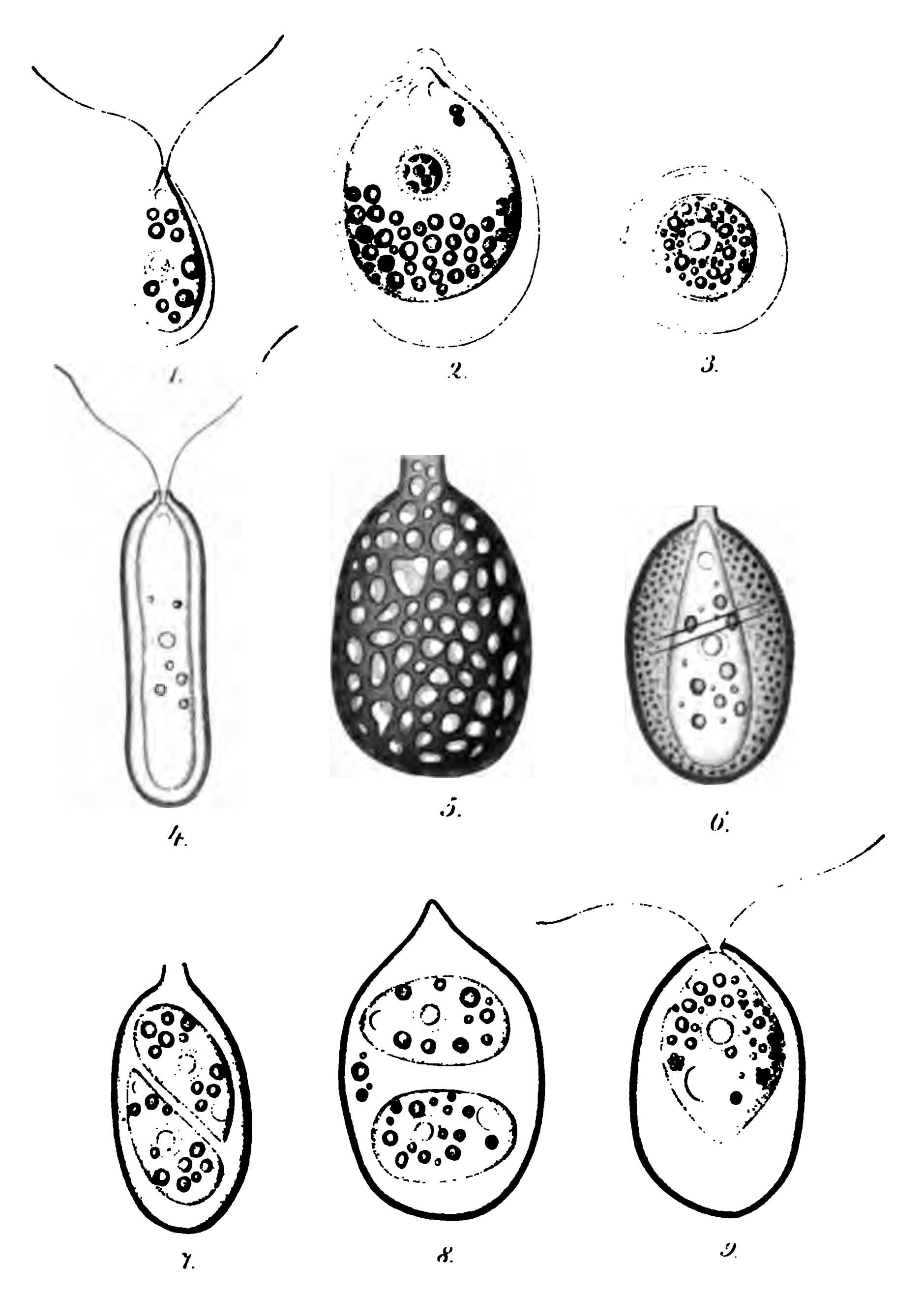
R. Francé del. C. Laue lith.



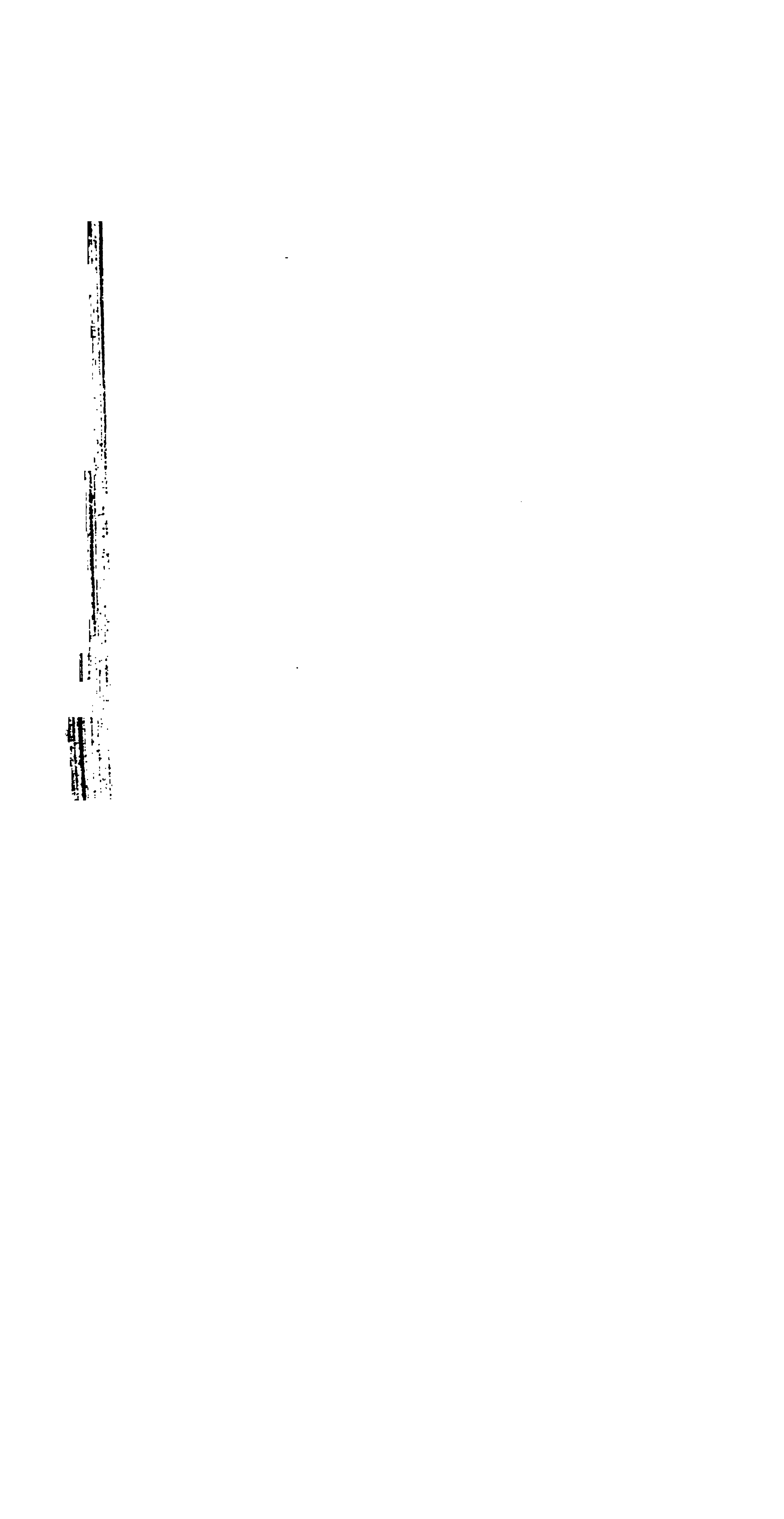


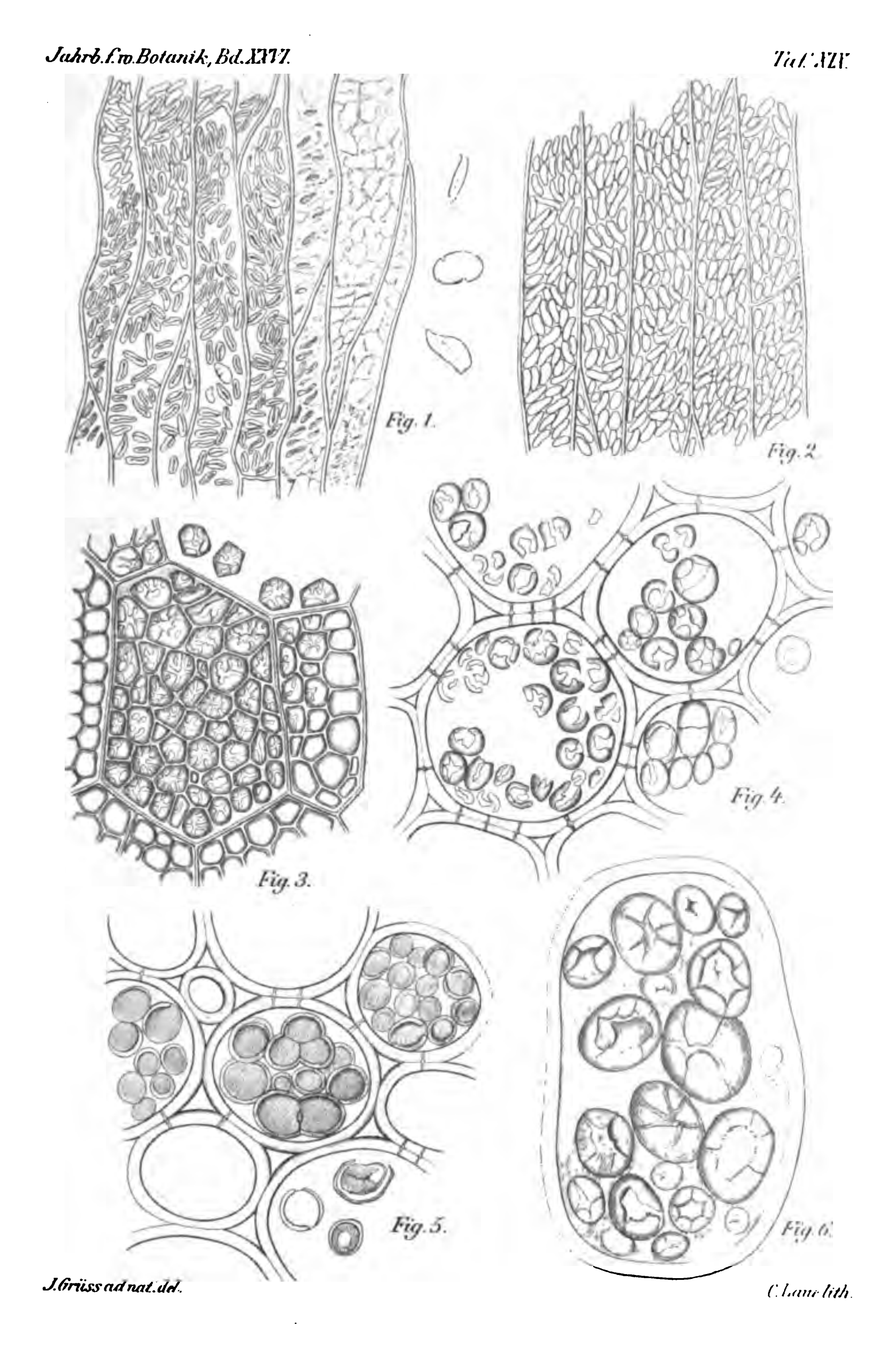
R. Francé del. C. Laue lith.



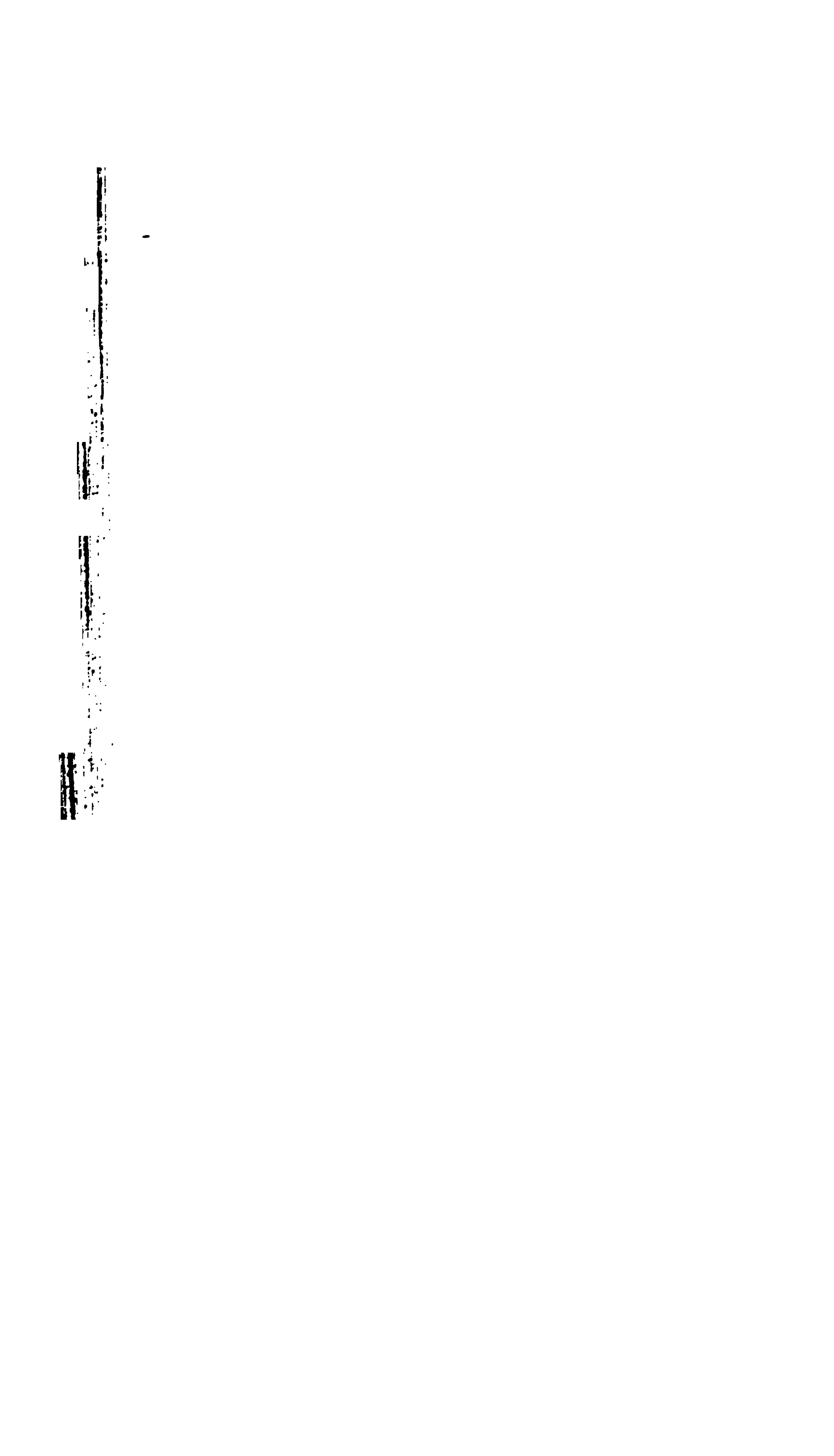


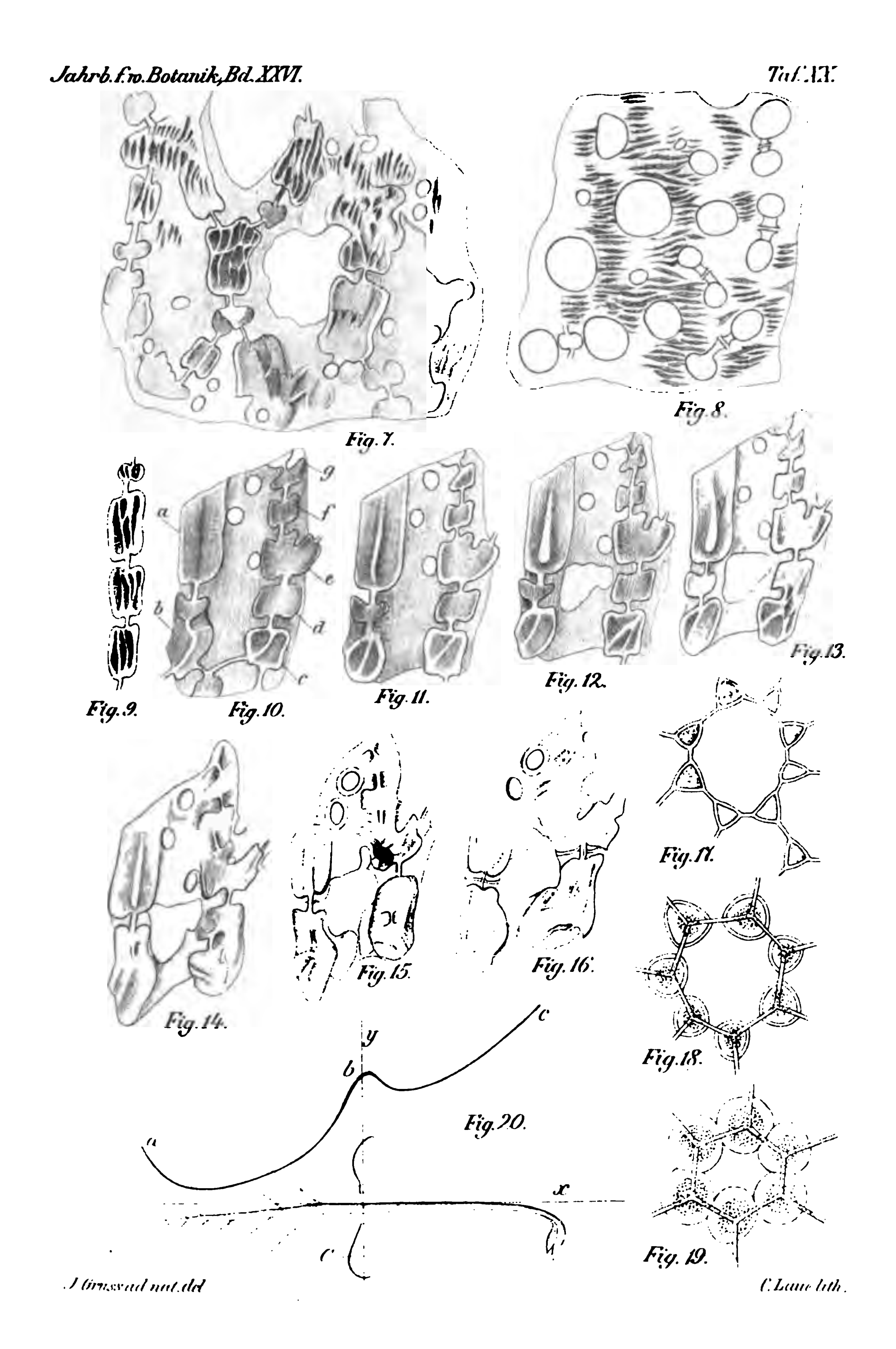
R. Francé del. C. Laue lith.



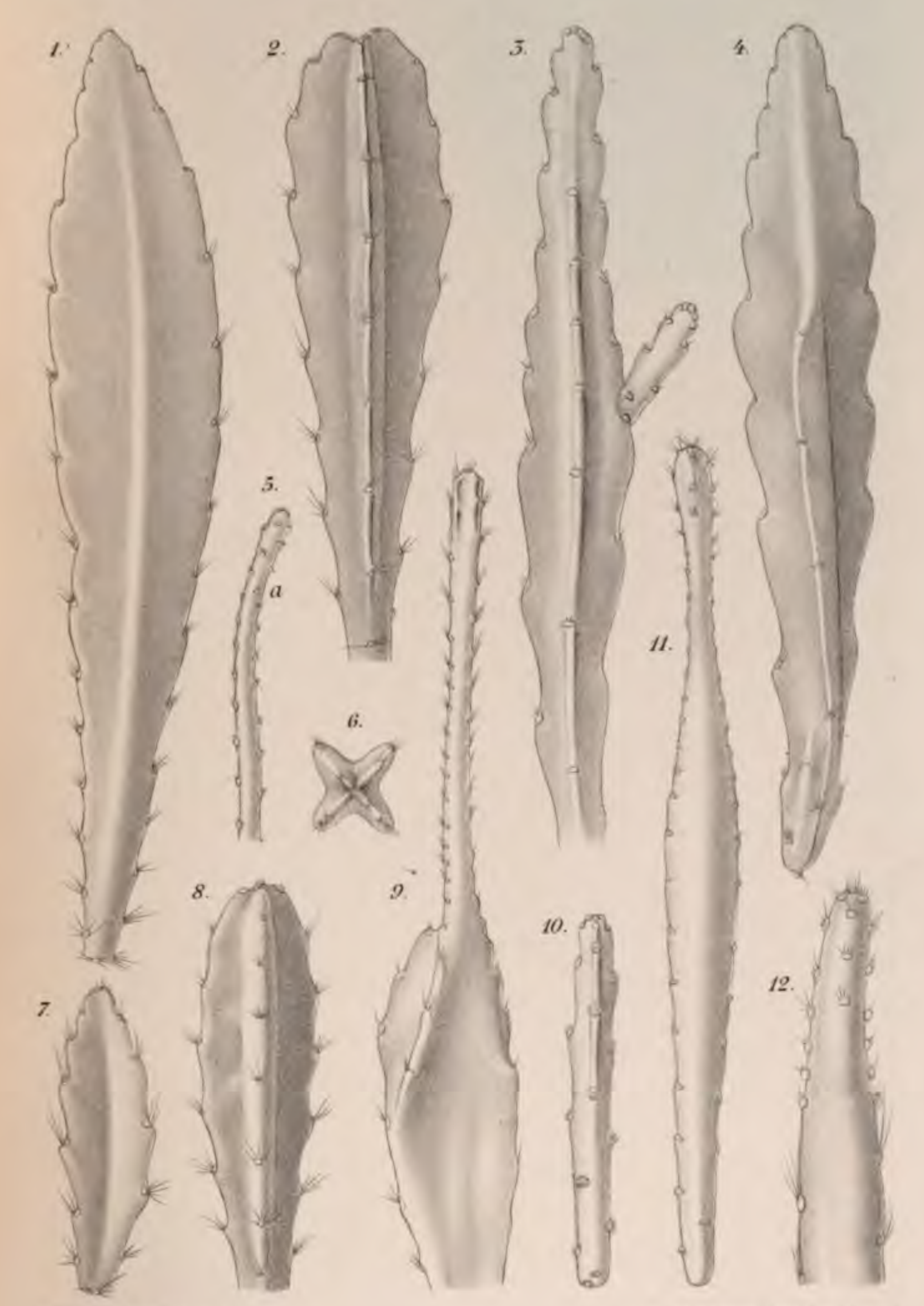


J. Grüss ad nat. del. C. Laue lith.





J. Grüss ad nat. del. C. Laue lith.



Baumann et Vöchting del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



1.

2.

3.

4.

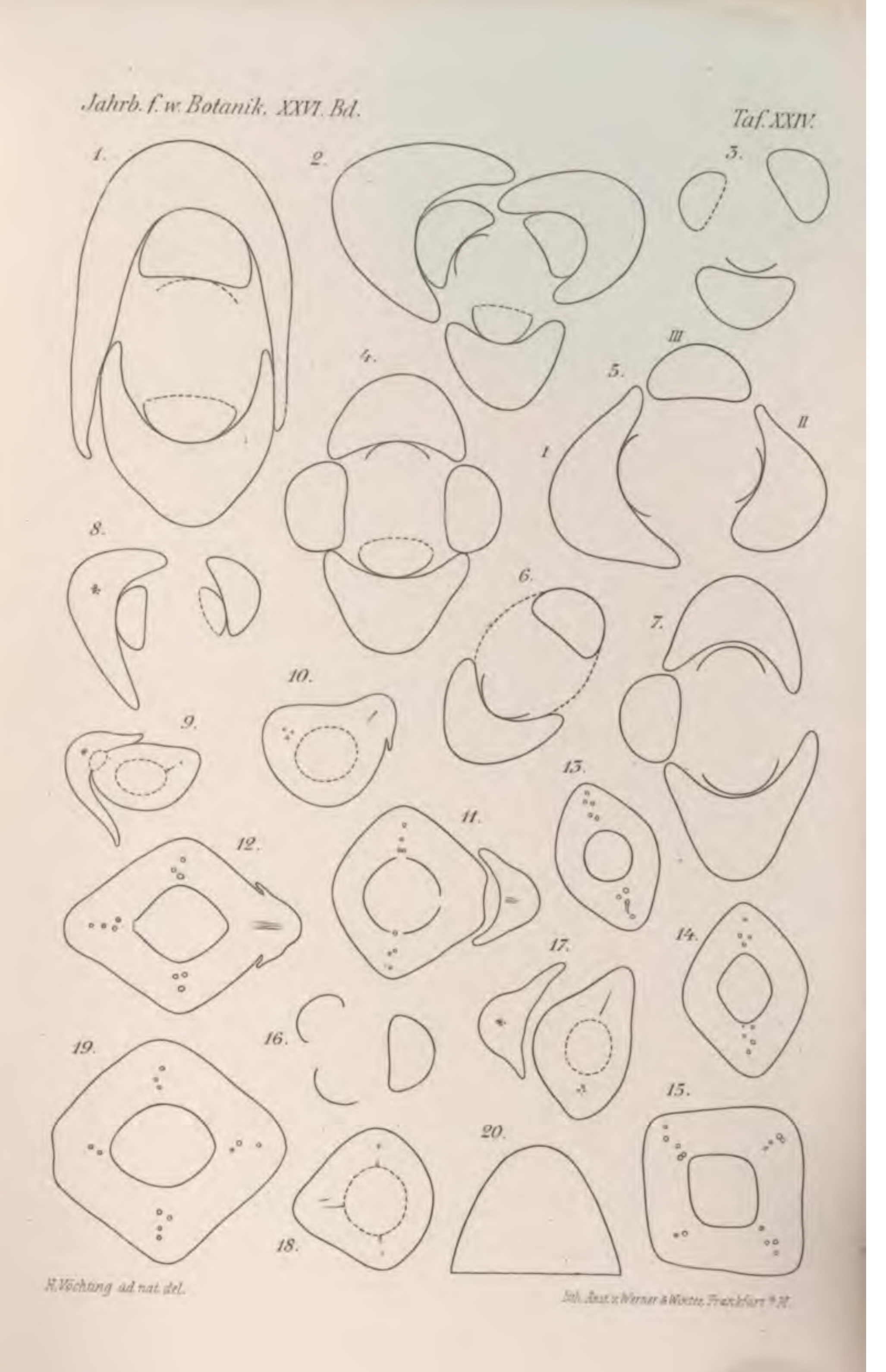
6.

5.

Baumann et Vöchting del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

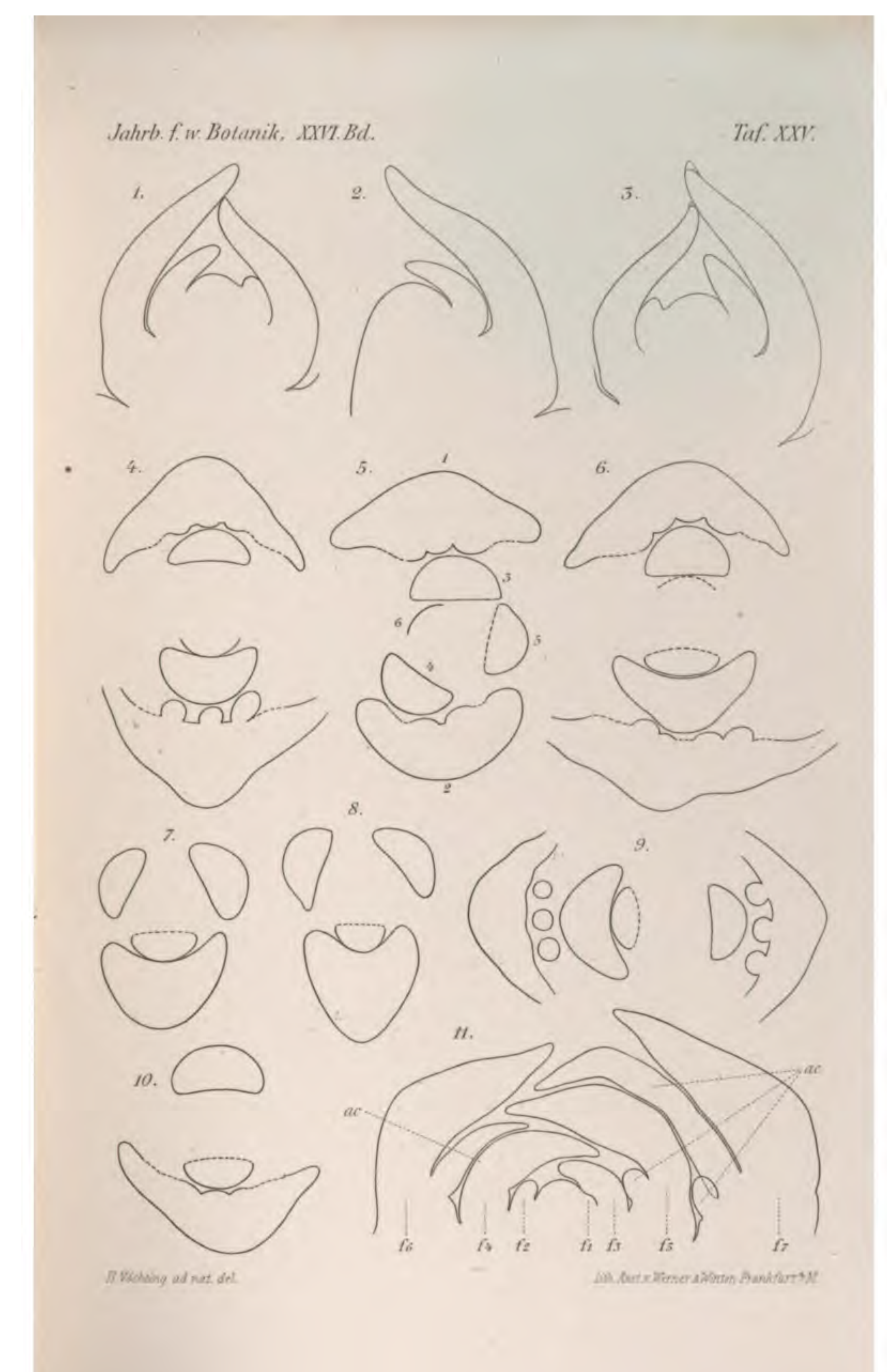




H. Vöchting ad nat. del.

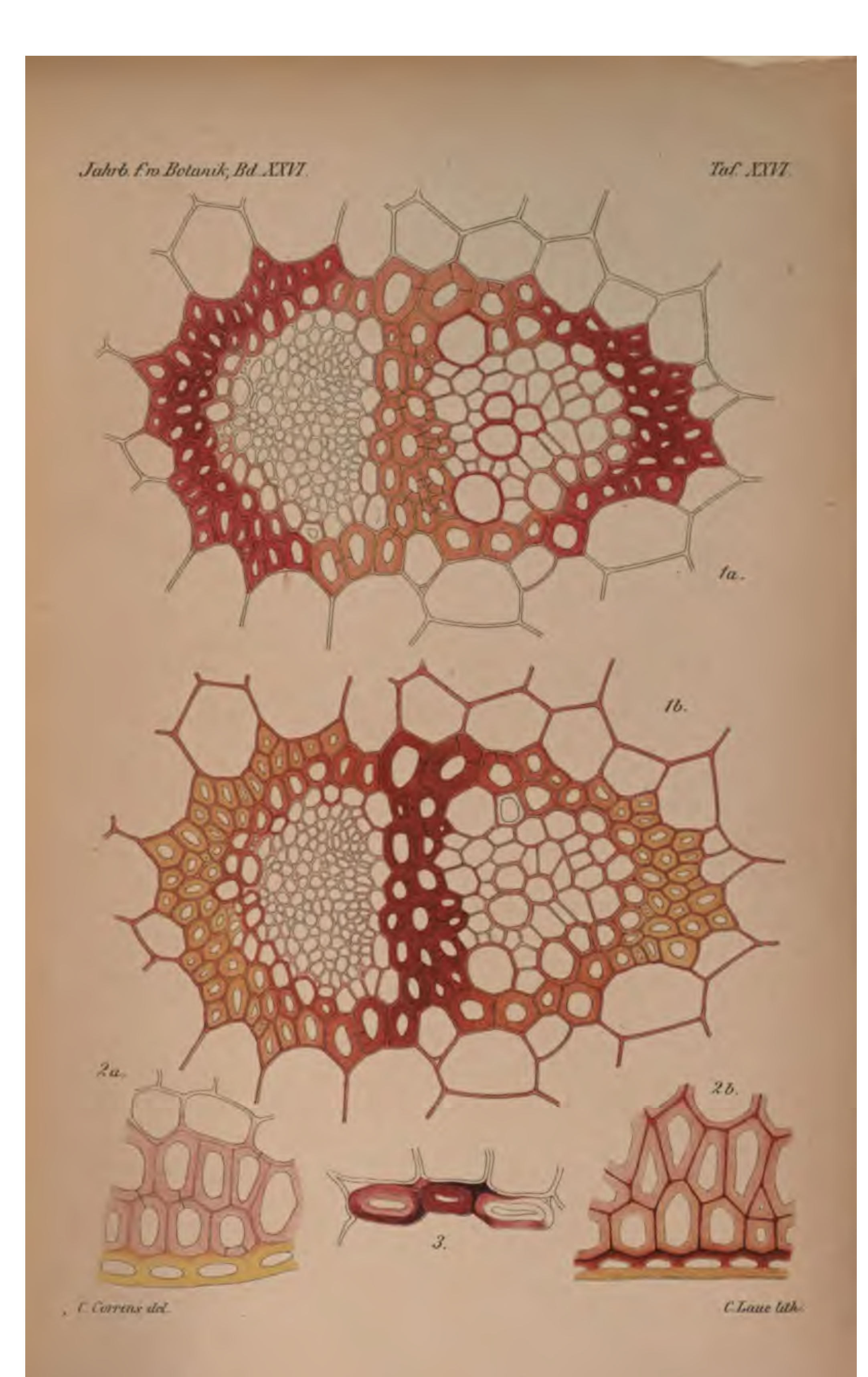
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





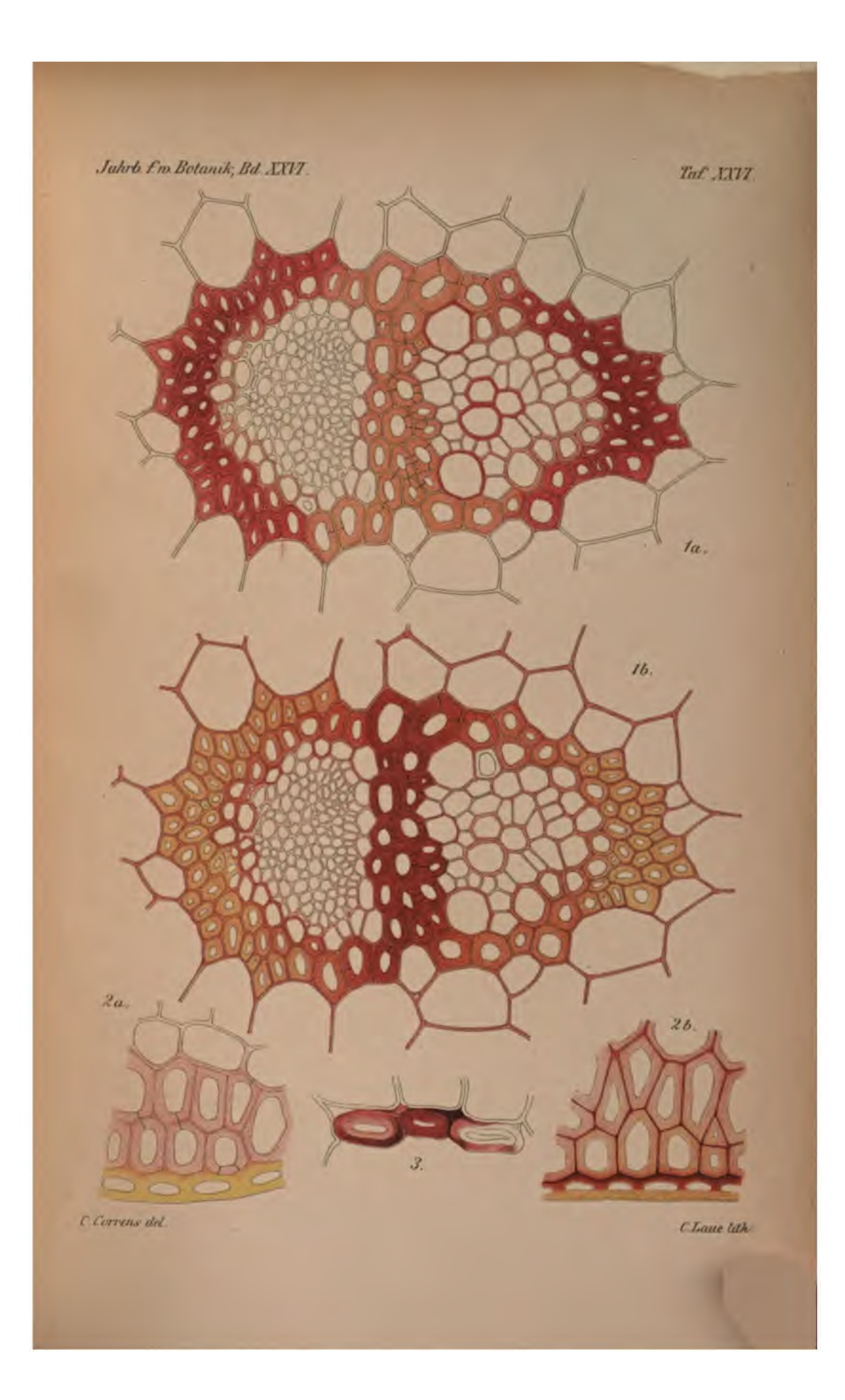
H. Vöchting ad nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



C. Correns del.

C. Laue lith.



C. Correns del. C. Laue lith.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Sechsundzwanzigster Band. Erstes Heft.

Mit 10 lithographirten Tafeln.

Berlin, 1894.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Inhalt des vorliegenden 1. Heftes, Band XXVI.

Seite

Correspondenten und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntnissnahme, dass meine gegenwärtige Adresse ist:

Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.

Im April 1894.

Pringsheim.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Sechsundzwanzigster Band. Zweites Heft.

Mit [illegible] lithographirten Tafeln.

Berlin, 1894.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

…alt des vorliegenden 2. Heftes, Band XXVI.

…lt des vorhergehenden Heftes 1, Band XXVI.

…sendungen und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntniss… …meine gegenwärtige Adresse ist:

Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.

… 1894. **Pringsheim.**

JAHRBÜCHER

für

ssenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Sechsundzwanzigster Band. Drittes Heft.

Mit 7 lithographirten Tafeln.

Berlin, 1894.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Inhalt des vorliegenden 3. Heftes, Band XXVI.

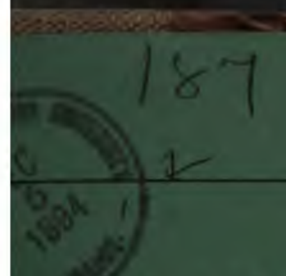
Inhalt der vorhergehenden Hefte 1 und 2, Band XXVI.

Correspondenten und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntnissnahme, dass meine gegenwärtige Adresse ist:

Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.

Im August 1894.

Pringsheim.



JAHRBÜCHER

für

issenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Sechsundzwanzigster Band. Viertes Heft.

Mit 1 lithographirten Tafel.

Berlin, 1894.
Verlag von Gebrüder Borntraeger
Ed. Eggers.

